Jenaische Zeitschrift

für

NATURWISSENSCHAFT

herausgegeben

von der

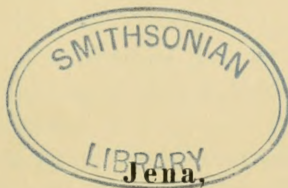
Medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft
zu Jena.

Einundfünfzigster Band.

Neue Folge: Vierundvierzigster Band.

Mit 18 Tafeln und 273 Abbildungen im Text.





228401

Jena,
Verlag von Gustav Fischer.
1914.

ALLE RECHTE VORBEHALTEN

Inhalt.

Heft 1. Ausgegeben am 14. Januar 1914. Seite

KÜKENTHAL, W., Untersuchungen an Walen. (Zweiter Teil.) Mit Tafel 1—3c und 24 Figuren im Text 1

v. EGGELING, H., Zur Phylogenie der sogenannten Schenkelporen. Mit 9 Figuren im Text 123

Heft 2. Ausgegeben am 4. Februar 1914.

KOCH, ALBERT, Anatomische Untersuchungen an Psychoda albipennis. (Ein Beitrag zur Kenntnis der Psychodidae.) Mit 27 Figuren im Text 163

ECKARDT, ERNST, Beiträge zur Kenntnis der einheimischen Vitrinen. Mit Tafel 4 und 82 Figuren im Text . . . 213

Heft 3. Ausgegeben am 25. Februar 1914.

FRANK, EDUARD, JOSEPH, Beiträge zur Anatomie der Trochiden (Monodonta turbinata, Gibbula cineraria, Photinula taeniata). Mit Tafel 5 und 55 Figuren im Text 377

HANKE, HERBERT, Ein Beitrag zur Kenntnis der Anatomie des äußeren und mittleren Ohres der Bartenwale. Mit Tafel 6—8 und 11 Figuren im Text 487

HASE, ALBRECHT, Die Fische der Deutschen Grenzexpedition 1910 in das Kaiser-Wilhelms-Land, Neu Guinea. Mit 16 Figuren im Text 525

MAURER, FRIEDRICH, Ernst Haeckel und die Biologie . . . 549

FÜRTHER, HUBERT, Nachtrag zu meinen „Beiträgen zur Kenntnis der Vogellymphknoten" 569

Sitzungsberichte der Medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft zu Jena. Sitzung vom 16. Januar 1914. — I. STÜBEL, H., Ultramikroskopische Studien über Thrombozyten mit Blutgerinnung. II. v. EGGELING, H., Über Femoralorgane bei Amphibien und Reptilien 573

Heft 4. Ausgegeben am 20. März 1914. Seite

KEISER, W., Untersuchungen über die erste Anlage des Herzens, der beiden Längsgefäßstämme und des Blutes bei Embryonen von Petromyzon planeri. Mit Tafel 9—13 und 30 Figuren im Text 579
LIEBE, WALTHER, Das männliche Begattungsorgan der Hausente. Mit Tafel 14—15 und 19 Figuren im Text . . 627
LUBOSCH, W., Zwei vorläufige Mitteilungen über die Anatomie der Kaumuskeln der Krokodile. Mit Tafel 16 697
PLATE, L., Untersuchungen zur Fauna Ceylons nach den Sammlungen von L. Plate. Mit Tafel 17—18 . . . 707

JENAISCHE ZEITSCHRIFT FÜR NATURWISSENSCHAFT

HERAUSGEGEBEN VON DER

MEDIZINISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN GESELLSCHAFT ZU JENA

EINUNDFÜNFZIGSTER BAND

NEUE FOLGE, VIERUNDVIERZIGSTER BAND

ERSTES HEFT

MIT 33 FIGUREN IM TEXT UND 3 TAFELN

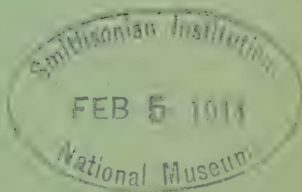
Inhalt:

KÜKENTHAL, W., Untersuchungen an Walen. (Zweiter Teil.) Mit Tafel 1—3 c und 24 Figuren im Text.

v. EGGELING, H., Zur Phylogenie der sogenannten Schenkelporen. Mit 9 Figuren im Text.

PREIS: 17 MARK





JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1914

Zusendungen an die Redaktion erbittet man durch die Verlagsbuchhandlung.
Ausgegeben am 14. Januar 1914.

Die europäischen Schlangen.

Kupferdrucktafeln und Photographien der lebenden Tiere.

Von

Dr. med. **Fritz Steinheil.**

Heft 1—3. Mit je 5 Tafeln und beschreibendem Text. 1913. 4°. Preis: je 3 Mark.

Erstes Heft: Tafel 1. Col. Quatuorlineatus var. sauromates Ball. — Tafel 2. Trop. natrix var. Persa Pall. — Tafel 3. Col. Leopardinus Bonap. — Tafel 4. Col. Leopardinus Bonap. — Tafel 5. Zamenis Dahlii Sav. (XII, 6 S. Text.) 4°. 1913. Preis: 3 Mark.

Zweites Heft: Tafel 6. Col. Quatuorlineatus Lacép. — Tafel 7. Col. Quatuorlineatus Lacép. — Tafel 8. Col. Quatuorlineatus Lacép juv. — Tafel 9. Col. Quatuorlineatus Lacép. juv. — Tafel 10. Zamenis gemonensis var. viridiflavus Lacép. (9 S. Text.) 4°. 1913. Preis: 3 Mark.

Drittes Heft: Tafel 11. Tropidonotus natrix var. Astreptophorus Seoane. — Tafel 12 und 13. Tropidonotus natrix var. Astreptophorus Seoane juv. — Tafel 14. Tropidonotus natrix Linné. — Tafel 15. Tropidonotus natrix Linné, Gelege. (4 S. Text.) 4°. 1913. Preis: 3 Mark.

Naturwahre und zugleich wissenschaftlich brauchbare Abbildungen von Schlangen waren bisher auch in naturwissenschaftlichen Werken selten. Diese Lücke auszufüllen unternimmt der Verfasser in der vorliegenden Bildersammlung, die mit ganz besonderer Mühe und Sorgfalt hergestellt ist und beachtenswert Neues bietet. In gewissen Zeitabständen wird diese Sammlung, die natürlich auch durch Text erläutert wird, fortgesetzt.

Die Tierwelt, Nr. 11 vom 1. Juni 1913 (über Heft 1):

. . . Auf allen Gebieten finden wir Neuerscheinungen, die in ihrer Ausführung den fremdsprachigen gleichzustellen sind, manchmal sie aber weit übertreffen. Zu diesen gesellt sich nun und zwar an allererster Stelle das vorliegende Steinheilsche Prachtwerk. Das Werk will, wie die Vorrede sagt, versuchen, eine Sammlung von Photographien aller europäischen Schlangen nur nach lebenden Tieren anzulegen. Die Probe nun, die uns der Verfasser bietet, ist wohl das Vollendetste, was die photographische Kunst bieten kann. Auf fünf Tafeln in Kupferdruck zeigt uns dieser Meister der Photographie die schönsten Schlangenaufnahmen, die wir je gesehen haben, gehoben noch durch die vorzüglichste technische Herstellung des Druckes. Jeder Tafel ist eine Beschreibung der Art, sowie individuelle und biologische Notizen beigegeben, die zwar kurz gehalten, doch genügend über das abgebildete Tier informieren. Unzweifelhaft wird diese ehrliche Arbeit nicht nur in Fachkreisen die verdiente Anerkennung finden, sondern auch bei dem großen Publikum Aufmerksamkeit erregen und viele neue Interessenten der Terrarienkunde zuführen. Das erste Heft enthält außer dem informativen Vorwort zur Einführung eine kurz gehaltene Übersicht der systematischen Einteilung der europäischen Schlangen.

Natur, Heft 4 vom 15 Nov. 1913:

Selten kann man ein neues Unternehmen mit so ungeteilter Freude begrüßen, wie die fünf der ersten Lieferung beigefügten Tafeln. Was Reproduktionstechnik und Aufnahme anbetrifft, so kann man sagen, daß das Werk schlechthin vollendet ist und die besten Abbildungen von Schlangen bringt, die uns bisher zu Gesicht gekommen sind. Auch die beigegebenen kurzen Diagnosen und biologischen Angaben sind zuverlässig und sachgemäß. Hinsichtlich der Nomenklatur schließt sich das vorstehende Werk an die im gleichen Verlage erschienene Herpetologia Europaea an, zu der es überhaupt eine sehr dankenswerte Ergänzung darstellt. T.

Zentralblatt f. Zoologie, allgem. u. experim. Biologie, Bd. III:

Die wirklich vorzüglich ausgefallenen Tafeln stellen Coluber quatuorlineatus var. sauromates usw. vor. Der kurze einleitende und begleitende Text ist wissenschaftlich einwandfrei und bringt auch eigene Beobachtungen des Autors. Hoffentlich kann das schöne Bilderwerk in gleicher Weise fortgesetzt und auch zu Ende geführt werden. F. Werner (Wien).

Untersuchungen an Walen.

(Zweiter Teil.)

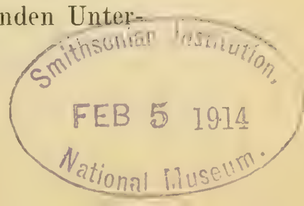
Von

Prof. **W. Kükenthal**, Breslau.

Mit Tafel I—IIIc und 24 Figuren im Text.

Die in Band XLV dieser Zeitschrift (1909) veröffentlichten Untersuchungen an Walen sollen hiermit fortgesetzt werden. Während meines Aufenthaltes an der Harvard-Universität als deutscher Austauschprofessor im Winter 1911/12 wurde mir neues, sehr wertvolles embryologisches Material zu beliebiger Verwendung von dem Kurator des Agassizmuseums in Cambridge, Herrn S. Henshaw, übergeben. Weiteres Material erhielt ich von Herrn Prof. H. Osborn in New York, Mr. R. C. Andrews in New York und Dr. F. W. True in Washington, und ich möchte nicht verfehlen, diesen Herren meinen verbindlichsten Dank für ihr freundliches Entgegenkommen abzustatten, nicht minder Herrn Prof. Doflein in Freiburg i. Br. für Überlassung embryologischen Materials japanischer Odontoceten und Herrn Prof. Jägerskiöld, Direktor des Museums in Gotenburg, der mir vor kurzem mehrere Bartenwalembryonen aus antarktischem Gebiete zur Untersuchung überließ. Acht weitere aus Südafrika stammende Embryonen von Megaptera wurden durch Ankauf erworben. Es wäre erfreulich, wenn auch die Vorstände mancher anderer Museen zu der Auffassung kämen, daß die bloße Aufspeicherung embryologischen Materials, ohne dessen Verarbeitung, der Wissenschaft keinen Vorteil bringt und daß das Material an Verwendbarkeit im Laufe der Zeit immer mehr verliert.

Den drei im Jahre 1909 veröffentlichten Kapiteln schließt sich nunmehr ein viertes an über die Entwicklung der äußeren Körperform der Bartenwale, mit der ich die Reihe der folgenden Untersuchungen eröffne.



IV. Kapitel.

Die Entwicklung der äußeren Körperform der Bartenwale.

(Taf. I, II u. III.)

Über die frühe Entwicklung der Bartenwale wissen wir bis jetzt so gut wie nichts, da alle bisher beschriebenen und abgebildeten Stadien viel zu groß waren, als daß sie uns über frühzeitige Entwicklungsvorgänge hätten informieren können. Zwar wurde auf dem internationalen Zoologenkongreß in Graz im Jahre 1910 ein kleiner Bartenwalembryo von Herrn Professor Appelöf vorgezeigt, der indessen meiner Auffassung nach stark deformiert war. Doch konnte ich an ihm rudimentäre Anlagen der beiden Hinterextremitäten deutlich erkennen (s. Verh. d. VIII. intern. Zool.-Kongreß zu Graz 1912, p. 484). Weiteres über diesen zu Balaenoptera acuto-rostrata gehörigen Embryo ist bis jetzt nicht veröffentlicht worden.

Zu meinen eigenen Untersuchungen übergehend, will ich die Entwicklung der äußeren Körperform von Megaptera zu Grunde legen. Die Entwicklungsgeschichte dieses Wales ist so gut wie unbekannt, denn der kleinste Embryo, welcher im Jahre 1906 von J. Graham Kerr abgebildet und ganz kurz beschrieben worden ist, hatte bereits eine Körperlänge, über den Rücken gemessen, von 190 mm, eine direkte Länge von 117 mm.

In einer kürzlich erschienenen Arbeit über die Brustflosse der Wale (1912) gibt A. Kunze an, daß ihm zwei Embryonen dieses Wales zur Verfügung standen, die nach ihm die kleinsten bisher untersuchten Exemplare dieser Art darstellen sollten, aber nur das eine Exemplar von 74 mm direkter Länge kann diesen Ruhm in Anspruch nehmen, das andere mit 340 mm direkter Länge ist doppelt so groß wie der 6 Jahre früher von Kerr abgebildete Embryo. Übrigens ist auch der kleinste Embryo, den Kunze zur Verfügung hatte, nicht abgebildet oder beschrieben bis auf die Brustflosse. Mir selbst stehen 16 Embryonen dieses Wales zur Verfügung, von denen 11 erheblich kleiner sind als der bisher kleinste beschriebene.

Zunächst will ich eine Liste dieser Embryonen und ihrer Herkunft folgen lassen und bemerke nur noch, daß die Anordnung nicht ausschließlich nach der direkten Körperlänge erfolgt ist.

Stadium I. Direkte Körperlänge 32 mm, am 2. Sept. 1908 in Südgeorgien erbeutet. (Mus. Gotenburg.)

S t a d i u m II. Direkte Körperlänge 28 mm, erbeutet am 2. Nov. 1912 in der Saldanhabai (Kapkolonie), als „M e g a p t e r a L a l a n d i i Fisch." bezeichnet. (Sammler OE. OLSEN.)

S t a d i u m III. Direkte Körperlänge 30 mm, am 3. Nov. 1912 von der Saldanhabai, bezeichnet als „M e g a p t e r a L a l a n d i i". (Sammler OE. OLSEN.)

S t a d i u m IV. Direkte Körperlänge 33 mm, im Juni 1908 erbeutet bei Vancouver Island, bezeichnet als „M e g a p t e r a v e r s a b i l i s Cope". (Sammler R. C. ANDREWS.)

S t a d i u m V. Direkte Körperlänge 49 mm, 5. Okt. 1912, Port Alexander (Angola), bezeichnet als „M e g a p t e r a L a l a n d i i Fisch.". (Mus. Gotenburg.)

S t a d i u m VI. Direkte Körperlänge 51 mm, 2. Sept. 1908, Südgeorgien. (Mus. Gotenburg.)

S t a d i u m VII. Direkte Körperlänge 58 mm, 10. Okt. 1911, Saldanhabai, bezeichnet als „M e g a p t e r a L a l a n d i i Fisch.". (Sammler OE. OLSEN.)

S t a d i u m VIII. Direkte Körperlänge 59 mm, 23. Okt. 1908, Südgeorgien. (Mus. Gotenburg.)

S t a d i u m IX. Direkte Körperlänge 69 mm, Mitte Okt. 1912, Saldanhabai, bezeichnet als „M e g a p t e r a L a l a n d i i". (Sammler OE. OLSEN.)

S t a d i u m X. Direkte Körperlänge 64 mm, Januar 1913, Südgeorgien. (Mus. Gotenburg.)

S t a d i u m XI. Direkte Körperlänge 64 mm, 26. Okt. 1908, Südgeorgien. (Mus. Gotenburg.)

S t a d i u m XII. Direkte Körperlänge 145 mm, 1. Nov. 1912, Saldanhabai, bezeichnet als „M e g a p t e r a L a l a n d i i". (Sammler OE. OLSEN.)

S t a d i u m XIII. Direkte Körperlänge 210 mm, 8. Juni 1908, Vancouver Insel, bezeichnet als „M e g a p t e r a v e r s a b i l i s Cope". (Sammler R. C. ANDREWS.)

S t a d i u m XIV. Direkte Körperlänge 220 mm, 5. Nov. 1912, Saldanhabai, bezeichnet als „M e g a p t e r a L a l a n d i i". (Sammler OE. OLSEN.)

S t a d i u m XV. Direkte Körperlänge 380 mm, 7. Nov. 1912, Saldanhabai, bezeichnet als „M e g a p t e r a L a l a n d i i". (Sammler OE. OLSEN.)

S t a d i u m XVI. Direkte Körperlänge 390 mm, 7. Nov. 1912, Saldanhabai. (Sammler OE. OLSEN.)

Die beiden letzten Stadien sind Zwillinge.

Der Reihenfolge habe ich im großen und ganzen die direkte Körperlänge zugrunde gelegt, obwohl die fetale Krümmung bei den einzelnen Stadien nicht ganz gleichmäßig graduell abnimmt, sondern — vielleicht z. T. auch bedingt durch die verschiedene Art der Konservierung — modifiziert ist.

Aus dieser oben angegebenen Liste läßt sich zunächst ein recht interessanter Schluß in bezug auf die Zeit der Begattung bei dieser Form ziehen. Bei den in dem antarktischen und notialen Gebiete erbeuteten Buckelwalen sehen wir eine große Differenz gegenüber den aus dem borealen respektive arktischen Gebiete stammenden. Die Embryonen von der südlichen Hemisphäre sind mit Ausnahme von Stadium X in den Monaten September bis November erbeutet worden, die beiden aus dem nördlichen pazifischen Ozean, die an Größe in die Reihe der anderen fallen, im Monat Juni. Stellen wir eine Liste der Embryonen nach dem Datum ihrer Erbeutung und nach den Fundorten auf, so erhalten wir folgende Reihenfolge:

Datum	Stadium	Direkte Körperlänge in mm
Für Südafrika:		
5. 10.	V	49
10. 10.	VII	58
15. 10.	IX	69
1. 11.	XII	145
2. 11.	II	28
3. 11.	III	30
5. 11.	XIV	220
7. 11.	XV	380
7. 11.	XVI	390
Für Südgeorgien:		
2. 9.	I	32
2. 9.	VI	51
25. 10.	VIII	59
26. 10.	XI	64
Januar	X	68

Betrachten wir zunächst die südafrikanische Reihe, so ist eine Stufenfolge in der Größe der Embryonen parallel mit der Zeit der Entnahme unverkennbar. Einzig die Stadien II und III machen eine Ausnahme, indem sie sich dem Datum ihrer Erbeutung nach zwischen größere Embryonen einschieben. Auch für die südgeorgische Reihe ist die gleiche Parallelität der Zeit der Entnahme und der

Größenzunahme zu konstatieren. Es ist aber insofern bei beiden Reihen ein kleiner Unterschied vorhanden, als die beiden kleinsten südgeorgischen Embryonen I und VI 1—2 Monate früher der Mutter entnommen worden sind als die ungefähr gleich großen der südafrikanischen Reihe, und auch die beiden größeren südgeorgischen Embryonen sind etwa 14 Tage eher entnommen als die ungefähr gleichgroßen der südafrikanischen Reihe.

Man könnte hieraus den Schluß ziehen, daß der südafrikanische Stamm dieser Walart sich zeitlich etwas später begattet als der südgeorgische, doch gebe ich gern zu, daß es besser ist, noch weitere Beobachtungen abzuwarten, bevor dieser Schluß als gesichert gelten kann. Eines aber steht fest, daß die Begattungszeit der Buckelwale der südlichen Hemisphäre eine andere ist als die der nördlichen. Für den nordatlantischen Stamm nehmen wir April und Mai als Begattungszeit an, und, nach den beiden vom nordpazifischen Ozean stammenden Embryonen zu urteilen, die in meinem Besitze sind, muß ungefähr das gleiche auch für die dort vorkommenden Buckelwale gelten. Dagegen dürften wir nicht fehl gehen, wenn wir die Begattungszeit der Formen der südlichen Hemisphäre in die Monate August und September (nach Stadium X auch noch Oktober) hinein verlegen.

Diese Schlußfolgerung steht nicht in Übereinstimmung mit der Angabe Mörchs (1911, p. 665), der im Februar 1910 bei Südshetland zwei Megapteraembryonen von 2½ Fuß Länge fand, die nach seiner Ansicht etwa 2½ Monat alt sein sollten, so daß die Befruchtung daher auf den Anfang November zu verlegen wäre. In Südgeorgien sollen bereits mit Beginn der Walfangsaison Buckelwale mit Kälbern von 12 Fuß Länge und Embryonen in den ersten Monaten ihrer Entwicklung gefunden worden. Mörch schließt daraus, daß in diesen südlichen Breiten die Wale im September oder Oktober gebären: Während also nach Mörch die Befruchtung um den Beginn des Novembers herum erfolgt, ergibt sich aus meiner Tabelle eine im August oder September erfolgende Befruchtung. Hier sind weitere Beobachtungen nötig, um diese Differenz zu erklären.

Es erhebt sich nun die Frage, ob es nicht verschiedene Arten sind, die in diesen so weit voneinander getrennten Regionen vorkommen. Diese Frage muß nach dem jetzigen Stande unserer Kenntnisse verneint werden. Bis jetzt ist es wenigstens keinem Forscher gelungen, wirklich anerkannte Artunterschiede zwischen den verschiedenen Lokalformen aufzufinden, obwohl es an neuen

Artnamen natürlich nicht fehlt. Bereits van Beneden hatte sich dafür ausgesprochen, daß von Megaptera nur eine Art existiert, ihm sind Flower, Jouan (1882), Guldberg, Flower und Lydekker (1891), in neuerer Zeit Racovitza, Beddard (1900) und der ausgezeichnete Erforscher der Systematik der Wale Fr. W. True (1904) gefolgt. Auf dem Boden dieser Auffassung stehe auch ich und nehme an, daß diese von True mit dem Namen Megaptera nodosa (Bonnat.) bezeichnete Art nahezu kosmopolitisch ist. Der gebräuchlichste Name für den Buckelwal ist Megaptera boops (Fabr.) und in meiner Zusammenstellung der Wale der Arktis (1900, p. 218) habe auch ich diesen Namen gebraucht, trotzdem Fr. W. True 2 Jahre vorher (1898, p. 624) den Nachweis geführt hatte, daß der Name Balaena boops von Linné nicht dem Buckelwal, sondern einem jungen Finwal Balaenoptera physalus L. gegeben war. Fabricius hatte im Jahre 1780 den grönländischen Buckelwal als Balaena boops bezeichnet, während Bonnaterre 1789 für den an der Küste Neu-Englands vorkommenden Buckelwal die Bezeichnung Balaena nodosa anwandte Das erste europäische Exemplar wurde von Rudolphi 1829 Balaena longimana genannt. Wie jetzt feststeht, sind aber die Buckelwale der europäischen, grönländischen und atlantisch-amerikanischen Küsten der gleichen Art zugehörig, so daß ihr der älteste Name Megaptera boops (Fabr.) zukommen müßte, wenn nicht True nachgewiesen hätte, daß der Artname boops bereits von Linné als Synonym zu B. physalus verwandt worden wäre. Nach den Beschlüssen des neunten internationalen Zoologenkongresses in Monaco könnte trotzdem der von den meisten Autoren angewandte Name M. boops beibehalten werden; ich will indessen im Interesse einheitlichen Zusammenarbeitens davon absehen, und mich nunmehr Trues Vorgehen anschließen und den Buckelwal auch meinerseits als Megaptera nodosa Bonnat. bezeichnen.

Wie Guldberg (1904, p. 375) ausgeführt hat, kann man bei dieser Art höchstens geographische Varietäten unterscheiden, die in einer Anzahl großer Hauptstämme im Weltmeere verteilt sind. Jeder dieser ziemlich isolierten Hauptstämme unternimmt je nach der Jahreszeit bestimmte Wanderungen, die wohl in erster Linie mit dem Fortpflanzungstrieb zusammenhängen. Solche Wanderungen führen den westlichen nordatlantischen Megapterastamm alljährlich in den ersten Frühlingsmonaten nach dem Süden, nach den Azoren, wohl auch den Cap Verden, Bermudas und den Antillen. In dieser Zeit findet die Geburt der 11—12 Monate im Mutter-

leibe verharrenden Jungen, sowie die Begattung statt. Auch von den nordpazifischen Buckelwalen ist eine Wanderung, die im Herbste nach Süden, im Sommer wieder nach Norden führt, bekannt, und von den Stämmen der südlichen Hemisphäre, von denen RACOVITZA einen südamerikanischen und einen südaustralischen unterscheidet, wissen wir, daß sie in den antarktischen Gewässern im Dezember und Januar erscheinen, also ebenfalls jährliche Wanderungen unternehmen. Wie nun das mir vorliegende Material ergibt, muß die Begattung der antarktischen Stämme ebenfalls in wärmeren Gebieten im August und September erfolgen. Wir ersehen also hieraus, daß die Begattungszeit je nach dem Klima fixiert und auf beiden Hemisphären verschieden ist, und können weiter daraus auf eine schon längere Zeit durchgeführte Isolierung der Stämme der südlichen Hemisphäre von denen der nördlichen schließen. Es mag daher sehr wohl sein, daß diese Isolierung dereinst zur Herausbildung neuer Arten führen kann, vorläufig ist aber keine Rede davon und ich habe daher um so weniger Anstand genommen, die mir vorliegenden 16 Embryonen, von denen 14 als Megaptera Lalandii Fisch. und zwei als Megaptera versabilis Cope bezeichnet sind, als einer Art, der Megaptera nodosa (Bonnat.) angehörig, zusammen zu behandeln und miteinander zu vergleichen, als ich keinerlei morphologische Verschiedenheiten zwischen ihnen und den nordatlantischen Formen finden konnte.

Zunächst will ich mit einer Schilderung der einzelnen Embryonen beginnen, und bemerke nur noch, daß ich als direkte Körperlänge eine Linie gemessen habe, die vom Scheitel aus als Mittelachse des Körpers den Rumpf durchzieht. Bei den kleineren Embryonen mit stark gekrümmtem Schwanze trifft diese Linie daher keineswegs das Schwanzende, sondern endigt vorher. Außerdem habe ich die Länge über den Rücken, also von Oberkieferspitze bis Schwanzende angegeben.

Beschreibung der äußeren Körperformen der einzelnen Stadien.

Stadium I.

(Taf. I, Fig. 1—4.)

Die direkte Körperlänge dieses in Alkohol konservierten Embryos beträgt 32 mm, die Länge über den Rücken 47 mm.

Er stammt aus Südgeorgien, wurde am 2. Sept. 1908 erbeutet und ist im Besitze des Museums zu Gotenburg. Trotz der etwas größeren direkten Länge, die auf größerer Streckung des Embryos beruht, ist dieser Embryo weniger weit entwickelt als der folgende. Leider war der Kopf vom Rumpfe getrennt, doch ließ sich feststellen, daß er in einem stumpfen Winkel zum Rumpfe geneigt war, und das gleiche gilt von dem Schwanze, der sehr wenig gegen den Rumpf eingebogen ist. Die fetale Krümmung des Embryos ist somit erheblich geringer als die des Stadium II. Die beiden Mandibularäste sind vereinigt, doch läßt sich noch deutlich erkennen, daß ihre Enden kolbig aufgetrieben waren. Die Entfernung der Oberkieferspitze bis zu den Nasenöffnungen beträgt 5,5 mm. Eine flache, sich gabelnde Einsenkung in der Medianen des Oberkiefers ist deutlich wahrnehmbar. Die beiden Nasenlöcher sind transversal gerichtet. Das Auge ist von einem ovalen Hautwulst umgeben. Die Augenspalte ist 2 mm lang und hochgewölbt. Die Schnauzenpartie ist sehr kurz und die direkte Länge der Mundspalte beträgt nur 6 mm. Die Mundspalte endigt weit vorn, unterhalb des Vorderendes der Augenöffnung. Die äußere Ohrregion ist nicht genügend gut erhalten, um etwas über eventuelle äußere Ohranlagen berichten zu können.

Die Vorderextremität (Fig. 3) ist 6,5 mm lang und 2,9 mm breit und die einzelnen Finger sind ausgeprägt voneinander durch tiefe Einkerbungen getrennt. Besonders auffällig ist die Trennung des zweiten Fingers von dem dritten sowie des dritten von dem vierten. Der dritte Finger ist der längste, sein distales Ende ist nach dem zweiten Finger zu eingebogen und eine ziemlich tiefe Spalte trennt ihn von diesem. Die Enden dieser beiden Finger sind eigentümlich geformt; es sieht aus, als ob hier Nagelanlagen vorhanden wären. Der proximale Teil der Vorderextremität ist deutlich von der flacheren und breiteren Hand getrennt. Die Länge des freien Teiles des Oberarmes, des Unterarmes und des Carpus zusammen beträgt 3,5 mm. Ich werde diese Strecke künftig als proximalen Teil der Vorderextremität bezeichnen. Die größte Breite liegt etwa in der Mitte, also in der Hand.

Bei diesem Embryo sind die Hinterextremitäten deutlich angelegt als abgeplattete, am freien Ende abgerundete Papillen zu beiden Seiten des Geschlechtshöckers (Fig. 4 *H*). Die Höhe der kaudalwärts gerichteten Hinterextremitäten beträgt 1,2 mm, ihre Breite an der Basis 0,9 mm. Der Geschlechtshöcker ist stark entwickelt, über seine Form orientiert Fig. 4. Der Schwanz

ist nicht gänzlich drehrund, sondern in dorsoventraler Richtung deutlich abgeflacht. Die verdickten seitlichen Wülste am Schwanzende, aus denen später die Schwanzflossenflügel hervorgehen, sind noch nicht wahrnehmbar, dagegen finden sich zwei allerdings sehr schwach ausgebildete laterale Hautfalten (Fig. 4*L*), die sich in der ganzen Länge des Schwanzes bis zur Höhe der Hinterextremität hinziehen.

Stadium II.

(Taf. I, Fig. 5—9.)

Dieser Embryo von 28 mm direkter Körperlänge und 58 mm Rückenlänge ist in 4%igem Formol konserviert und stammt aus der Saldanhabai (Kapkolonie), wo er am 2. Nov. 1912 von cand. Oerjan Olsen erbeutet wurde. Er ist als „Megaptera Lalandii" bezeichnet. Der Erhaltungszustand ist wenig befriedigend, insbesondere hat der Rumpf mehrere Verletzungen aufzuweisen, doch ist der Kopf wie die hintere Körperregion glücklicherweise intakt geblieben.

Die Fetalkrümmung ist keine besonders starke; wenn sie auch ausgeprägter ist als bei Stadium I, so ist sie doch jedenfalls schwächer als bei erheblich größeren Stadien. Der Kopf steht zum Rumpfe in einem nur wenig unter 90° messenden Winkel und ebenso ist der Schwanz ungefähr rechtwinkelig vom Rumpfe abgebogen. Der gut erhaltene Vorderkopf zeigt ein merkwürdiges Verhalten darin, daß die beiden Unterkieferäste noch nicht miteinander vereinigt, sondern durch eine relativ breite Spalte voneinander getrennt sind. Daß hier keine Verletzung vorliegt, zeigen die abgerundeten kolbigen vorderen Enden der beiden Unterkieferäste (s. Taf. I, Fig. 5 u. 6). Die Entfernung der Oberkieferspitze bis zu den Nasenlöchern beträgt 5 mm. Auch sind die Nasenlöcher nicht wie bei dem erwachsenen Tiere nach vorn konvergierend gestellt, sondern sie stehen wie in Stadium I nahezu transversal, in einer nur leicht gebogenen transversal verlaufenden Linie. Von der Oberkieferspitze verläuft nach den Nasenlöchern zu eine flache Einsenkung, die sich bald gabelt, und vor jedem Nasenschlitz und parallel mit ihm als seichte, allmählich verschwindende Furche hinzieht. An diesem kleinen Embryo läßt sich zum ersten Male das Auftreten der Hautknollen des Vorderkopfes wahrnehmen, die als sehr flache und kleine weißliche Erhebungen seitlich am Oberkiefer erscheinen. Es liegen fünf solcher

Bildungen in einer Reihe, während eine sechste sich direkt unterhalb der mittleren befindet (s. Taf. I, Fig. 6).

Das große Auge ist von einem breiten wulstigen Ringe umgeben. Die ansehnliche, etwa längsovale, aber weit offen stehende Augenspalte von 2 mm Breitendurchmesser läßt die Linse deutlich sichtbar werden, um die herum sich ein Ring dunklen Pigments findet (s. Taf. I, Fig. 7). Eine ziemlich tiefe Rinne verläuft vom Vorderrande des ringförmigen Augenwulstes zum Mundwinkel. Die Schnauzenpartie ist noch ganz kurz und die Länge der Mundspalte beträgt 8 mm. Sehr auffällig ist die starke ventralwärts gerichtete Abbiegung der Mundspalte in ihrem hinteren Teile und die dadurch bedingte Erhebung der mittleren Partie des Unterkiefers. Diese Verhältnisse erinnern etwas an die entsprechenden der Balaeniden. Auf der Innenfläche jedes der beiden voneinander getrennten Unterkieferäste ist eine ziemlich tiefe Längsfurche, die Lippenfurche, wahrzunehmen.

Die Ohrregion war leider auf beiden Seiten nicht gut erhalten, so daß über eine etwaige äußere Ohranlage nichts berichtet werden kann. Wie bei Stadium I, so ist auch hier die Gestalt der Vorderextremitäten sehr auffällig, da sie noch wenig flossenartiges zeigen. Deutlich scheidet sich ein schmälerer und dickerer proximaler Teil von einer breiteren und flacheren Hand. Die einzelnen Finger sind deutlich erkennbar und die Flossenhaut umhüllt sie nicht vollständig. So ist das Ende des ulnaren Fingers durch eine scharfe und tiefe Einkerbung von den vorhergehenden getrennt. Aber auch die beiden mittleren Finger weisen zwischen ihren Enden noch eine deutliche Einbuchtung auf, und schließlich ist auch der radiale Finger deutlich von dem zweiten abgesetzt (s. Taf. I, Fig. 8). An der rechten Extremität ist diese Abgliederung der einzelnen Finger nicht mehr so deutlich wie an der beschriebenen linken. Die Hand ist vom Unterarm etwas kaudalwärts und auch nach innen zu abgebogen. Die Gesamtlänge der Vorderextremität beträgt 7,5 mm, wovon 4,0 mm auf äußeren Oberarm, Unterarm und Carpus (bis zur Gabelung der beiden mittleren Finger gemessen) kommen. Die größte Breite, die in der Mitte der Hand liegt, ist 3,1 mm.

Sehr deutlich wahrnehmbar, wenn auch etwas kleiner als bei Stadium I, sind die Anlagen der Hinterextremitäten, die zu beiden Seiten des Genitalhöckers liegen (s. Taf. I, Fig. 9*H*). Sie stellen seitlich abgeplattete und oben konisch abgerundete Papillen dar von ca. 0,8 mm Höhe. Auf der linken Seite erhebt

sich die Anlage ungefähr senkrecht von hrer Basis, während sie auf der rechten Seite etwas mehr kaudalwärts gerichtet ist. Der Genitalhöcker ist mit seinem Vorderrande 2 mm vom Hinterrande des Nabelstranges entfernt, an seiner Basis sehr stark verbreitert und hinten mit einer deutlichen Spalte, der Urogenitalöffnung, versehen.

Der Schwanz ist vom Hinterrande des Genitalhöckers an noch 9 mm lang, leicht dorsoventral abgeplattet und anscheinend ohne jede Anlage der Schwanzflosse. Bei genauerer Betrachtung von der ventralen Seite her sieht man aber zwei schmale seitliche Wülste angedeutet, die die ersten Anlagen der Schwanzflossenflügel darstellen. Die Länge dieser lateralen Wülste beträgt etwa 5 mm.

Stadium III.

(Taf. I, Fig. 10—13.)

Dieser sehr gut erhaltene, in Formol konservierte Embryo weist eine direkte Körperlänge von 30 mm und eine Rückenlänge von 62 mm auf. Er stammt von der Saldanhabai, wo er am 3. Nov. 1912 von cand. Oe. Olsen erbeutet wurde. Die fetale Krümmung ist größer als bei den beiden vorhergehenden Embryonen. Der Kopf ist in einem spitzen aber einem rechten sich nähernden Winkel zum Rumpfe geneigt, während der Schwanz nicht ganz in einem rechten Winkel, sondern einem schwach stumpfen zum Rumpfe steht.

Sehr schön läßt sich an diesem Embryo die Kopfform studieren. Die Stirn steigt steil von dem kurzen Oberkiefer auf. Die höchste Erhebung des Kopfes liegt in der Gegend des Mittelhirns. Auch die Nachhirnregion ist durch eine Vorwölbung schon äußerlich markiert. Auffällig klein ist bei diesem Embryo die Mundspalte, indem sie nur 6 mm mißt. Die bei dem Embryo des Stadium II so deutliche Krümmung nach abwärts ist bei der Mundspalte dieses Embryos fast gänzlich geschwunden, und insbesondere fehlt auch die erhebliche Erhöhung des Unterkiefers in seiner Mitte, wenn auch die Mundspalte noch leicht gekrümmt ist. Die Entfernung der Nasenöffnungen zur Oberkieferspitze beträgt 5 mm. Die Nasenöffnungen liegen nicht mehr transversal in einer Linie, sondern konvergieren in einem allerdings noch sehr stumpfen Winkel nach vorn. Sie liegen in einem etwas vertieften Felde, das mit einer medianen, zur Oberkieferspitze ziehenden Vertiefung in Verbindung steht. Da, wo diese mediane Rinne sich gabelt, findet

sich eine durch ein paar hintereinander liegende kleine Knollen gebildete Erhöhung (Fig. 12). Die Stirn erhebt sich etwas hinter den Nasenöffnungen steil in die Höhe. Die Hauterhebungen des Oberkiefers sind angelegt, und zwar etwa sechs auf jeder Seite, fünf in einer oberen Reihe, eine sechste etwas darunter. Der Unterkiefer zeigt noch deutlich die Verschmelzung aus zwei Ästen (s. Fig. 12), und auch an beiden Unterkieferästen sind seitlich zahlreiche Hautknollen angelegt (Fig. 10 u. 11).

Das Auge ist von einem Hautwulste umgeben, der aber nur scheitelwärts scharf abgegrenzt ist, weniger scharf nach der Mundspalte zu, während er lateralwärts allmählich in die Umgebung verläuft. Die Augenspalte ist queroval und weist einen größten Durchmesser von 2 mm auf.

An diesem sehr schön erhaltenen Embryo ist die Anlage eines äußeren Ohres mit vollster Sicherheit zu sehen. Auf der linken Seite (Fig. 10) ist es ein etwa parallel zur Rumpflängsachse stehender Schlitz, der von zwei deutlich abgesetzten ansehnlichen Höckern begrenzt wird, während ein dritter nach der Brustflosse zu gelegener Höcker etwas schwächer ausgebildet ist. Auf der rechten Seite fehlt dieser dritte Höcker. Dafür sind aber die beiden anderen noch schärfer abgesetzt. Der hintere Höcker ist bedeutend größer als der vordere und eine sehr scharfe Furche trennt ihn von der Umgebung, nur in dem scheitelwärts gerichteten Teile fehlt diese Furche. Aus der Längsspalte der Ohröffnung erhebt sich eine dicke Membran (Fig. 13).

Die Brustflossen sind 7,5 mm lang, wovon etwa 4 mm auf die Strecke Oberarm, Unterarm und Carpus kommen. Der Breitenunterschied von Unterarm und Hand ist geringer als bei den vorhergehenden Stadien. Die größte Breite beträgt 3 mm. Die Flossenhaut umspannt zwar die einzelnen Finger vollständiger, doch findet sich zwischen den beiden mittleren, übrigens gleichlangen Fingern eine deutliche Einkerbung, und auch die beiden äußeren Finger treten schon äußerlich deutlich hervor. Ferner stehen Hand und Unterarm in gleicher Längsachse (s. Fig. 10).

Während der dorsale Umriß des Rumpfes annähernd geradlinig verläuft, weist der ventrale eine starke Vorwölbung auf.

Von den Anlagen der Hinterextremitäten sind noch Spuren vorhanden in Form je einer kleinen, im Verstreichen begriffenen Papille zur Seite des Genitalhöckers (Fig. 10 *H*). Der Genitalhöcker weist die gleiche Form wie in den beiden vorhergehenden Stadien auf. Eine an seiner Basis liegende kleine Erhebung

(Fig. 10*Ma*) deute ich als erste Anlage des Mammarorganes. Der Schwanz ist vom Hinterrande des Genitalhöckers an 8 mm lang, ist dorsoventral etwas abgeplattet und weist an seinem distalen Ende die beiden gleichen lateralen Wülste auf, die wir schon in Stadium I beobachten konnten und aus denen die Schwanzflosse entsteht.

Stadium IV.

(Taf. I u. II, Fig. 14, 15, 16.)

Auch dieser in direkter Länge 33 mm, in Rückenlänge 85 mm messende Embryo ist gut erhalten und wurde von mir selbst den Eihüllen entnommen. Er wurde im Juni 1908 an der Vancouver-Insel von R. C. Andrews erbeutet.

Wie die Abbildung Fig. 14 zeigt, haben die Eihüllen eine kürzere und eine längere Fortsetzung, die kürzere etwa 120 mm, die längere 180 mm lang. Der Embryo selbst weist eine starke fetale Krümmung auf, die so erheblich ist, daß die Schnauzenspitze und das Schwanzende sich einander nahezu berühren.

Der Kopf (Fig. 15) ist mehr abgerundet wie im vorhergehenden Stadium, und die Stirn fällt nicht mehr so steil zur Schnauze ab, wenn sie auch deutlich davon abgesetzt ist. Ein sehr erheblicher Unterschied findet sich in der viel größeren Schnauze, was indes größtenteils auf die Vergrößerung der Mundspalte nach hinten zurückgeführt werden muß. Die Mundspalte endigt nämlich bei diesem Embryo nicht mehr auf der Höhe des Vorderrandes der Augenspalte, sondern viel weiter hinten, noch hinter dem hinteren Rande des das Auge umgebenden Wulstes. Der Oberkiefer ist erheblich kürzer als der Unterkiefer. Insgesamt hat die Mundspalte eine Länge von 11 mm. Die Krümmung der Mundspalte ist auch hier noch wahrzunehmen. Die Entfernung der Nasenlöcher von der Oberkieferspitze beträgt 7 mm. Die Nasenlöcher stehen nahezu transversal, jedenfalls nur in einem leicht gekrümmten Bogen. Die Modellierung des Vorderkopfes ist eine etwas andere als im Stadium III. Es fehlt die mediane, von der Oberkieferspitze ausgehende Vertiefung, vielmehr findet sich an deren Stelle eine Erhebung, die sich auch auf die Umgebung der beiden Nasenlöcher erstreckt. Die Hautknollenanlagen sind bei diesem Embryo zahlreicher, aber schwächer entwickelt als bei den vorhergehenden. Über ihre Anordnung orientieren die Fig. 15 u. 16. Das Auge ist von einem deutlichen ring-

förmigen Wulst umgeben. Die Augenspalte ist ein schmales Queroval von 2 mm Länge.

Vom äußeren Ohr ist an diesem Stadium nichts zu sehen, bis auf den feinen Längsspalt der äußeren Ohröffnung.

Die Vorderextremitäten sind 12 mm lang, wovon auf den proximalen Teil bis zur Gabelung der beiden Mittelfinger 5,5 mm kommen. Die Hand hat also gegenüber den vorhergehenden Stadien schneller an Länge zugenommen. Auch ist der Unterarm breiter und flacher geworden. Die größte Breite beträgt 4 mm. Zwar umhüllt die Flossenhaut die Fingerstrahlen vollständig, indessen hebt sich doch schon äußerlich der radial gelegene Finger etwas von den anderen ab und auch zwischen den beiden mittleren Fingern zeigt sich an ihren Enden an der rechten Extremität eine leichte Einkerbung. Übrigens erscheinen an diesen Enden ganz schwache weißliche Verdickungen, die wie Anlagen von Horngebilden aussehen (Fig. 15).

Bei der starken fetalen Krümmung ist es schwierig sich über die Verhältnisse auf der Ventralseite zu orientieren. Der Geschlechtshöcker ist durch das enge Herantreten der Schwanzregion etwas zur Seite gepreßt. Der Schwanz ist dorsoventral etwas abgeplattet und an seinem Ende erscheinen zwei flache laterale Wülste als Anlagen der Schwanzflossenflügel.

Stadium V.

(Taf. II, Fig. 17, 18, 19.)

Dieser ebenfalls wohlerhaltene Embryo weiblichen Geschlechtes von 42 mm direkter Länge, 92 mm Rückenlänge stammt aus Port Alexandra (Angola) und ist am 5. Oktober 1912 erbeutet worden. Sammler H. Skoog. Museum Gotenburg.

Die embryonale Krümmung ist etwa die gleiche wie die des Stadium III. Der Kopf steht in etwa einem rechten Winkel zum Rumpfe, der Schwanz eher in einem stumpfen.

Die Stirn fällt steil zur Schnauze ab und bildet mit ihr einen deutlichen Absatz. Die Region des Nachhirns ist durch einen vortretenden Höcker auch äußerlich wahrnehmbar. In der Konfiguration des Vorderkopfes sehen wir in ähnlicher Weise wie bei Stadium IV die Nasenlöcher auf einer Erhebung liegen, die sich als medianer Kiel nach vorn erstreckt. Die Entfernung der nach vorn in einem stumpfen Winkel konvergierenden Nasenlöcher von der Oberkieferspitze beträgt 8,3 mm. In der Medianlinie des

Oberkiefers sehe ich sechs hintereinander liegende, noch sehr kleine Anlagen von Hautknollen, und auch die seitlichen bereits bei den kleineren Embryonen wahrnehmbaren Anlagen sind hier vorhanden und weisen auch die gleiche Anordnung auf (s. Fig. 18).

Das Auge hat eine kräftige, wulstige Umrandung und die Augenspalte ist ein schmales Queroval von 2 mm Länge. Die äußere Ohröffnung ist 5 mm vom hinteren Winkel der Augenspalte entfernt und besonders auf der linken Seite des Embryo gut sichtbar als ein Schlitz, der von der Hinterseite her von einer flachen Papille teilweise überwölbt ist. Aus diesem Schlitz ragt ein ganz kleines, vorn spitz zulaufendes tentakelartiges Gebilde heraus (s. Fig. 19).

Die Mundspalte ist etwas gekrümmt, geht wie bei Stadium IV unter die Augenanlage und ist 12 mm lang. Der Oberkiefer ist kürzer als der Unterkiefer. Die Vorderextremitäten sind 14 mm lang und 4 mm breit. Zwischen den Enden der beiden mittleren Finger ist eine deutliche Einkerbung sichtbar (Fig. 17). Der nach der radialen Seite zu gelegene mittlere Finger ist etwas länger als der nach der ulnaren zu gelegene. Der proximale Teil ist 7 mm lang und fast ebenso breit wie die 4 mm breite Hand.

Während die Rückenlinie des Rumpfes ziemlich geradlinig verläuft, ist die Bauchlinie kräftig gewölbt. Der Geschlechtshöcker liegt mit seinem Vorderrande 4,5 mm von dem hinteren Rande der Insertion der Nabelschnur entfernt und die Entfernung des Hinterrandes des Geschlechtshöckers vom After beträgt 1,5 mm.

Die beiden seitlichen Wülste an dem dorsoventral komprimierten Schwanze sind deutlich vorhanden und 8 mm lang, während der Schwanz bis zum Genitalhöcker eine direkte Länge von 16 mm aufzuweisen hat. Die Gesamtbreite der Schwanzflosse beträgt 3 mm.

Stadium VI.

Die direkte Körperlänge dieses stark gekrümmten Embryos männlichen Geschlechts beträgt 51 mm, seine Rückenlänge 126 mm. Er wurde am 2. Sept. 1908 in Südgeorgien erbeutet und gehört dem Museum in Gotenburg. Die Konservierung ist in Alkohol erfolgt. Die fetale Krümmung ist viel stärker als bei dem vorhergehenden Stadium. Kopf und Schwanz stehen im großen und ganzen im rechten Winkel zum Rumpfe.

Die Stirn fällt nicht mehr steil zur Schnauze ab, sondern erscheint als die direkte Fortsetzung des Oberkiefers. Die beiden Nasen-

öffnungen konvergieren nach vorn in ungefähr einem rechten Winkel. Sie liegen auf einer deutlichen Erhebung, die sich nach vorn zu in einen schmalen medianen Kiel fortsetzt, während in der Region zwischen den Nasenlöchern von der Stirn her eine grubige Vertiefung eindringt. Der Vorderrand der Nasenöffnungen ist von der Oberkieferspitze 13 mm entfernt. Der Unterkiefer ragt nicht unerheblich über den Oberkiefer vor. Die direkte Entfernung der Oberkieferspitze zum Mundwinkel beträgt 20 mm. Die Mundspalte ist nur schwach gebogen.

Die Anlagen der Hautknollen sind schwer zu sehen, da die Haut nicht unerheblich geschrumpft ist. Indessen läßt sich feststellen, daß auch die mediane Reihe am Oberkiefer vorhanden ist und daß die übrigen Hautknollenanlagen sich ungefähr ebenso auf Ober- und Unterkiefer verteilen wie in den früheren Stadien.

Der Augenspalt ist ein schmaler, nahezu geschlossener Schlitz von etwas über 2 mm Länge.

Von der äußeren Gehöröffnung ist ein kleiner Schlitz zu sehen, der auf einer leichten Erhöhung liegt.

Die Vorderextremität ist 20 mm lang, wovon auf den proximalen Teil bis zur Abspaltung der beiden Mittelfinger 9 mm kommen, und 6 mm breit. An der Spitze der Extremität ist noch eine schwache Einkerbung zwischen den Enden der beiden mittleren Finger wahrnehmbar. Der Unterarm hat annähernd die gleiche Breite wie die Hand. Der radiale Rand der Vorderextremität ist mit schwachen Vorwölbungen und Einbuchtungen versehen, die von den sich kräftig vorbuchtenden Phalangen herrühren.

Auf dem stark gekrümmten Rücken macht sich in dessen hinterem Teile eine scharf ausgeprägte mediane Hautfalte bemerkbar, die bis zum Schwanzende zieht, ohne indessen eine größere Erhebung zu zeigen. Der kaudalwärts umgebogene Genitalhöcker ist an seiner Basis bis zu einem Drittel seiner Gesamtlänge von einer ringförmigen Hautfalte umgeben. Dicht hinter dem Genitalhöcker liegt der quergestellte After. Die Schwanzflosse ist im Umriß spatelförmig und insgesamt 9 mm breit. Die Länge der Insertion eines Schwanzflossenhügels beträgt 10 mm. Der gesamte Schwanz ist an seinem distalen Ende etwas nach rechts gedreht. Ein schmaler, von dem After ein Stück kaudalwärts ziehender Hautkamm ist als erste Anlage der sog. „Analflosse" anzusehen.

Stadium VII.

(Taf. II, Fig. 20.)

Die direkte Körperlänge dieses in Formol konservierten Embryos weiblichen Geschlechtes beträgt 58 mm, seine Rückenlänge 105 mm. Er wurde am 10. Okt. 1911 in der Saldanhabai erbeutet. Sammler Oe. Olsen.

Auffällig gering ist die fetale Krümmung. Der Kopf steht zu dem gestreckten Rumpfe in rechtem Winkel, der Schwanz in einem etwas stumpfen. Schnauze und Stirn gehen ohne Absatz ineinander über. Die Nasenlöcher konvergieren nach vorn zu in etwa einem rechten Winkel und stehen auf der gleichen Erhöhung, wie sie von den vorhergehenden Stadien beschrieben worden ist. Die Entfernung des Vorderrandes eines Nasenloches von der Oberkieferspitze beträgt 10 mm. Infolge starker Schrumpfung sind die Hautknollenanlagen nicht besonders deutlich zu sehen, ihre Lage entspricht der des Stadiums VI. Die Mundspalte ist, von der Oberkieferspitze zum Mundwinkel direkt gemessen, 16 mm lang. Der Oberkiefer ist kürzer wie der Unterkiefer und leicht gewölbt.

Die äußere Ohröffnung ist ein kleiner Spalt, der von hinten her von einer deutlichen Papille überwölbt wird.

Die Augenspalte ist völlig geschlossen und 2 mm lang. Die Brustflosse hat eine Länge von 16 mm. Davon kommen 7 mm auf den proximalen Teil bis zur Gabelung der beiden Mittelfinger. Die größte Breite beträgt 4,8 mm.

In der hinteren Hälfte des Rückens findet sich die niedrige, aber doch scharf ausgeprägte sagittale Falte, die bis zum Schwanzende zieht. Eine Rückenflosse ist noch nicht angelegt. Entsprechend der dorsalen Falte findet sich auch in der ventralen Medianlinie der Schwanzregion eine scharf ausgeprägte Falte, die hinter dem After ein Stück weit höher wird und die Anlage der „Analflosse“ darstellt. Der Genitalhöcker ist vom Hinterrand der Nabelstranginsertion 5 mm entfernt, während der After 2 mm vom Hinterrand des Genitalhöckers entfernt ist. Die Schwanzflosse ist schmal spatelförmig gestaltet, ihre Gesamtbreite ist 4,8 mm. Die Länge der Insertion eines Schwanzflossenflügels beträgt 9 mm. Jeder Schwanzflossenflügel zeigt eine eckige Kontur.

Stadium VIII.

Die direkte Körperlänge dieses nur eine geringe fetale Krümmung aufweisenden Embryos weiblichen Geschlechtes beträgt

59 mm, seine Rückenlänge 114 mm. Er stammt aus Südgeorgien, wurde am 23. Okt. 1908 erbeutet und gehört dem Museum in Gotenburg.

Der Erhaltungszustand ist ein recht guter. Der Kopf steht zum Rumpfe in einem Winkel von etwas mehr als einem rechten, und der Schwanz ist in einem noch viel stumpferen Winkel zum Rumpfe gebogen. Ein scharfer Absatz der Stirn gegen die Schnauze ist nicht vorhanden, wenn sich auch eine leichte Winkelbildung findet. Die Entfernung der Oberkieferspitze von dem Vorderrand einer Nasenöffnung beträgt 11 mm. Beide Nasenöffnungen stehen auf etwas erhöhtem Felde. das nach vorn zu eine mediane Leiste aussendet, und konvergieren nach vorn in ungefähr einem rechten Winkel.

Die Anlagen der Hautknollen sind auf Ober- wie Unterkiefer deutlich sichtbar. Zum ersten Male tritt in der Medianen des Unterkiefers eine schwache Leiste auf, die vorn, unweit der Symphyse eine größere Hautknollenanlage trägt.

Die Mundspalte ist 18 mm lang und verläuft fast geradlinig, da der Oberkiefer nur wenig gebogen ist. Auch ist in diesem Stadium der Oberkiefer nicht kürzer wie der Unterkiefer.

Die geschlossene Augenspalte hat eine Länge von 2 mm. Sehr deutlich ist auf beiden Seiten die papillenartige Erhebung der äußeren Ohröffnung wahrzunehmen. Die Vorderextremität ist 19 mm lang, wovon auf den proximalen Teil 9 mm kommen. Die größte Breite ist 5,5 mm. Die Hand biegt sich kaudalwärts etwas ein.

In der hinteren Hälfte des Rückens tritt der niedrige dorsale Kiel auf und auch der ventrale Kiel in der Schwanzregion ist vorhanden und in seinem dem After genäherten Teile zu einem höheren Kamm, der Analflosse, ausgebildet. Der Genitalhöcker ist 6 mm vom Hinterrand der Nabelstranginsertion entfernt und die Querspalte des Afters liegt 3 mm hinter dem Hinterrande des Genitalhöckers.

Die Schwanzflosse hat eine größte Breite von 6 mm. Die Flügel sind abgerundet und inserieren am Schwanze in einer Länge von 10 mm.

Stadium IX.

Die direkte Körperlänge dieses nur wenig gekrümmten Embryos weiblichen Geschlechts beträgt 69 mm, seine Rückenlänge 114 mm. Er stammt von der Saldanhabei und wurde Mitte Ok-

tober 1912 von cand. Olsen erbeutet und in Formol konserviert.

Der Kopf und noch mehr der Schwanz stehen in einem stumpfen Winkel zu dem gestreckten Rumpfe. Die Stirn ist zwar nicht scharf, aber doch immerhin in einem deutlichen Winkel gegen die Schnauze abgesetzt. Die Entfernung der Oberkieferspitze vom Vorderrande der Nasenöffnungen beträgt 10 mm. Die Nasenöffnungen liegen im rechten Winkel konvergierend auf der in der Medianlinie als Kiel sich nach vorn fortsetzenden Erhebung, in die sich von der Stirn her eine tiefe Grube einschiebt. Die Anlagen der Hautknollen sind sehr deutlich ausgebildet und insbesondere finden sich in der Medianen des Oberkiefers hintereinander liegend sieben derartiger Anlagen. Auch in der ventralen Medianlinie des Unterkiefers findet sich eine Hautleiste, wenigstens im vordersten Teile dieser Medianen vor.

Die Mundspalte, welche nur wenig gebogen ist, hat von der Oberkieferspitze bis zum Mundwinkel eine direkte Länge von 16 mm. Der Augenspalt ist schlitzförmig und 2 mm lang. Deutlich sichtbar ist die Papille, auf der die Ohröffnung mündet. Die Vorderextremität ist 19 mm lang, wovon 8 mm auf den proximalen Teil kommen. Ihre Breite beträgt 5,5 mm. Der distale Teil der Brustflossen ist etwas kaudalwärts gekrümmt.

Der dorsale Hautkiel in der hinteren Hälfte des Rückens ist deutlich ausgebildet, ebenso der ventrale Kiel der Schwanzregion. Der Genitalhöcker dieses weiblichen Embryos ist klein und liegt am kranialen Rande der langen Urogenitalöffnung, nur 1,5 mm vom After entfernt, dagegen 8 mm vom Hinterrande der Nabelstranginsertion. Die Schwanzflosse ist abgerundet lanzettförmig, 7 mm breit, und die Länge der Insertion eines Flügels beträgt 10 mm.

Stadium X.

Der Embryo stammt von Südgeorgien, wurde im Januar 1913 erbeutet und weist eine direkte Länge von 68 mm, eine Länge über den Rücken von der Schnauzenspitze bis zur Schwanzspitze von 148 mm auf. Der Erhaltungszustand ist ein guter. Der Kopf ist in rechtem Winkel zum Rumpfe gekrümmt und der Schwanz ebenfalls. Der Kopf ist sehr viel größer als in den vorhergehenden Stadien. Die Schnauzen-Nackenlänge beträgt 41 mm, bei Embryo IX nur 33 mm und ebensoviel bei Embryo VIII. Die Stirn bildet mit der Schnauze einen wenig scharfen Winkel. Die Entfernung der Oberkieferspitze von den Nasenöffnungen be-

trägt 15 mm. Die Nasenöffnungen konvergieren miteinander in spitzem Winkel und liegen jederseits auf einer flachen Erhebung, zwischen die sich von der Stirn her eine Grube einschiebt, während sie sich nach vorn zu in einem medianen Kiel vereinigen. Hautknollenanlagen sind in der Medianlinie noch nicht wahrnehmbar und auch an den Seiten des Oberkiefers wie an dem Unterkiefer sind sie nur schwach ausgebildet. Dagegen ist vorn in der Medianen des Unterkiefers ein deutlicher Kiel vorhanden, der sich an einer Stelle etwas höher erhebt. Der horizontale Augenschlitz ist fast 3 mm lang. Die direkte Entfernung der Oberkieferspitze zum Mundwinkel beträgt 25 mm. Die Schnauze ist in ihrem distalen Teile etwas ventralwärts gebogen und der Oberkiefer ist nicht unbeträchtlich kürzer als der Unterkiefer. Die deutlich sichtbare Ohrpapille liegt 5 mm hinter dem Mundwinkel. Die Vorderextremität ist 25 mm lang, wovon auf den proximalen Teil 11 mm kommen. Ihre größte Breite liegt ungefähr in der Mitte des proximalen Teiles und beträgt 7 mm. Der distalste Teil der Flosse ist etwas kaudalwärts eingekrümmt. Die Vorsprünge des radialen Randes sind deutlich vorhanden. Der dorsale Hautkamm, der im hinteren Drittel des Rückens beginnt, weist noch kaum eine Differenzierung einer Rückenflosse auf. Der Geschlechtshöcker des weiblichen Embryos ist 10 mm von dem Hinterrande der Nabelstranginsertion entfernt, von seinem Hinterrande bis zur Afteröffnung sind es 2,8 mm. Die abgerundet lanzettförmige Schwanzflosse hat eine Breite von 10 mm und die Länge der Insertion eines Flügels beträgt 12 mm.

Stadium XI.

Die direkte Körperlänge dieses männlichen Embryos beträgt 64 mm, seine Rückenlänge 151 mm. Er stammt aus Südgeorgien und wurde am 26. Okt. 1908 erbeutet. Er ist im Besitz des Museums in Gotenburg.

Die fetale Krümmung dieses in Alkohol konservierten Embryos ist eine sehr erhebliche. Kopf und Schwanz stehen zum Rumpf in einem spitzen Winkel. Die Stirn ist von der Schnauze durch eine flache Einsenkung getrennt. Die beiden spitz im Winkel von 60° nach vorn konvergierenden Nasenlöcher sind mit ihrem Vorderrande 16 mm von der Oberkieferspitze entfernt und liegen auf einer flachen Erhebung, die sich medianwärts nach vorn zu fortsetzt. Die hinter und zwischen den Nasenlöchern liegende

Vertiefung geht nach vorn zu in eine Rinne über, die den medianen Kiel in seiner Mittellinie ein Stück weit durchsetzt.

Die Anlagen der Hautknollen sind sehr deutlich. In der Medianen des Oberkiefers, von dessen Spitze an ziehen sich sieben Anlagen hintereinander auf dem Kiel entlang.

In den seitlichen Reihen stehen etwa 10 Anlagen, die ganz vorn an der Oberkieferspitze beginnen, je vier liegen im hinteren Teile des Oberkiefers unter dieser Reihe und ein Paar zwischen der Seitenreihe und der unpaaren mittleren Reihe hinter den Nasenlöchern. Am Unterkiefer stehen zahlreiche solcher Anlagen in je drei Längsreihen und außerdem finden sich noch ein paar in der Medianen nahe der Symphyse. Die meisten dieser Hautknollen weisen eine deutliche Haaranlage auf, ein dickes, 1—2 mm langes zylindrisches Gebilde, das aus der Mitte des Hautknollens herausragt. Der horizontale Augenschlitz ist 3 mm lang. Die direkte Entfernung der Oberkieferspitze bis zum Mundwinkel beträgt 24 mm. Der Unterkiefer ragt ganz erheblich — um 4 mm — über den Oberkiefer vor. Die äußere Ohröffnung ist ein feiner, auf einer flachen Papille gelegener Schlitz. Die Vorderextremität ist 27 mm lang, wovon 12 mm auf den proximalen Teil kommen. Ihre Breite beträgt 7 mm. Das distale Ende ist etwas kaudalwärts gebogen. Deutlich ausgeprägt sind die Vorsprünge des radialen Randes. Im hinteren Drittel des Rückens verläuft der niedrige, aber scharf ausgeprägte Hautkamm, der 41 mm vom Schwanzflossenende eine leichte Erhöhung, die spätere Rückenflosse, zeigt.

Der Geschlechtshöcker des männlichen Embryos ist 4,5 mm vom Hinterrande der Nabelstranginsertion entfernt, während die quere Afterspalte 6 mm vom Hinterrande des Geschlechtshöckers entfernt liegt. Sehr deutlich ist die „Analflosse" angelegt. Die beiden Schwanzflossenflügel des stark ventralwärts und nach rechts gebogenen Schwanzes inserieren mit 13 mm Länge an dem Schwanze. Die Breite der spatelförmigen Schwanzflosse beträgt 13 mm.

Stadium XI.

(Taf. II, Fig. 21.)

Dieser in Formol konservierte weibliche Embryo von 145 mm direkter Länge, 210 mm Rückenlänge, ist äußerlich ganz ausgezeichnet erhalten. Er stammt von der Saldanhabai und wurde am 1. Nov. 1912 von cand. Olsen erbeutet. Die fetale Krümmung

ist fast völlig geschwunden. Der Kopf ist nur schwach zum Rumpfe geneigt, ebenso der Schwanz.

Die stark gewölbte Stirn bildet mit der Schnauze einen zwar sehr flachen, aber doch immerhin deutlichen Winkel. Die beiden Nasenlöcher konvergieren spitz nach vorn in einem Winkel von etwa 60° und stehen auf der nach vorn in einen medianen Kiel auslaufenden Erhöhung. Die Entfernung des Vorderrandes der Nasenlöcher von der Oberkieferspitze beträgt 20 mm. Scharf ausgeprägt sind die Anlagen der Hautknollen, von denen die meisten ein kurzes dickes Haar entsenden. In der Medianlinie des Oberkiefers liegen acht, in der seitlichen Hauptlinie sieben und im hinteren Teile dicht darunter vier. Ferner liegen je drei seitlich und nach hinten von den Nasenlöchern und ein paar weitere treten zerstreut am Vorderkopfe auf. Am Unterkiefer findet sich vorn ein dichteres Feld solcher mit Haaranlagen versehener Tuberkel, davon ausgehend zwei bis drei nicht regelmäßige, seitliche Reihen und in der Medianen, 9 mm von der Unterkieferspitze entfernt, dicht im Dreieck zusammenstehend, drei große Hautknollen. Der Unterkiefer ist nicht größer als der Oberkiefer. Die Mundspalte hat eine direkte Länge von 36 mm und der Oberkiefer ist kaum gebogen. Das Auge tritt deutlich aus dem Kopfe heraus, es fehlt aber ein abgegrenzter, kreisförmiger Wulst, wie wir ihn bei jüngeren Stadien beobachtet hatten. Die geschlossene Augenspalte ist 4 mm lang. Die äußere Ohröffnung liegt 10 mm hinter dem Hinterrande der Augenspalte auf deutlicher breiter Papille.

Die Vorderextremitäten sind 35 mm lang, wovon 15 mm auf den proximalen Teil kommen, und 11 mm breit. In ihrem distalen Teile ist die Brustflosse stark kaudalwärts gerichtet (Fig. 21). Die warzenartigen Vorsprünge treten nicht nur am radialen Rande auf, sondern auch am distalen Teile des ulnaren.

Die Rückenflosse ist als Teil des dorsalen Hautkammes deutlich entwickelt und ihr höchster Punkt liegt 55 mm von der Schwanzspitze entfernt.

Der kleine Geschlechtshöcker dieses weiblichen Embryos liegt 19 mm vom Hinterrand der Nabelschnurinsertion entfernt. Der als Querspalt erscheinende After liegt 5 mm hinter dem Hinterrand des Geschlechtshöckers. Zum ersten Male erscheinen in diesem Stadium zu beiden Seiten des Geschlechtshöckers zwei kleine Längsschlitze, die Mammaröffnungen. Sehr deutlich ist hinter dem After die „Analflosse“ ausgebildet (Fig. 21 *An*).

Die Insertion eines Schwanzflossenflügels ist 18 mm lang. Die Enden der Schwanzflossenflügel sind abgerundet, die Gesamtbreite der Schwanzflosse beträgt 22 mm. Die mediane Einkerbung des Hinterrandes der Schwanzflosse erscheint zart angedeutet. Der Schwanz ist erheblich nach rechts abgebogen und außerdem ist der rechte Flügel etwas nach abwärts, der linke nach aufwärts gedreht.

In seiner Länge entspricht dieser Embryo ungefähr dem kleinsten Stadium, das überhaupt bis jetzt von Megaptera beschrieben worden ist.

Stadium XIII.

(Taf. II, Fig. 22.)

Die direkte Länge dieses weiblichen Embryos beträgt 210 mm, seine Rückenlänge 270 mm. Er stammt von der Vancouverinsel und wurde am 8. Juni 1908 von R. C. Andrews erbeutet. Der Erhaltungszustand ist kein besonders guter, wenigstens was die äußere Körperform anbetrifft. Infolge der Verpackung ist der Embryo seitlich stark zusammengedrückt.

Die fetale Krümmung ist gering, der Kopf in sehr stumpfem Winkel zum Kopfe geneigt. Die Stirn bildet mit der Schnauze einen flachen, immerhin aber deutlich wahrnehmbaren Winkel. Die Nasenlöcher konvergieren nach vorn im Winkel von 60°. Die Modellierung der Oberschnauze ist die gleiche wie in den früheren Stadien. Die Entfernung der Oberkieferspitze bis zum Vorderrand der Nasenlöcher beträgt 30 mm.

Die Anlagen der Hautknollen haben, soweit sich beurteilen läßt, ungefähr die gleiche Lage wie an Stadium XI, auch sind bei einigen noch Haare vorhanden. Die direkte Entfernung der Oberkieferspitze zum Mundwinkel beträgt 52 mm.

Die Augenspalte ist nahezu geschlossen und 5 mm lang. Die äußere Ohröffnung ist an diesem Embryo nicht erhalten. Die Vorderextremität ist 55 mm lang, wovon auf den proximalen Teil 22 mm kommen. Ihre Breite beträgt 16,5 mm. In ihrem distalsten Abschnitt zeigt die Brustflosse eine starke Biegung kaudalwärts. Nur der radiale Rand der Brustflosse ist stark durch die vorspringenden Phalangen eingekerbt, der ulnare Rand zeigt nichts davon.

Der dorsale Rückenkamm ist im hinteren Drittel des Körpers wohl entwickelt und in ihm wird die Rückenflosse als sehr schwache

Erhebung sichtbar. Ihr höchster Punkt liegt 82 mm vom Schwanzende entfernt.

Wie der vorige, so ist auch dieser Embryo weiblichen Geschlechts, und der After liegt 9 mm vom Hinterrande des Genitalhöckers entfernt. Auch die beiden Öffnungen der Mammarorgane zu beiden Seiten des Genitalhöckers sind vorhanden. In der ventralen Mittellinie zieht ein schmaler Hautkamm bis zur Schwanzflosse. Die Länge des Ansatzes eines Schwanzflossenflügels beträgt 20 mm, die Gesamtbreite der Schwanzflosse 40 mm.

Stadium XIV.

Dieser wohlerhaltene, in Formol konservierte weibliche Embryo mißt 220 mm in direkter Länge von der Stirn zum Schwanzende und 280 mm in der Rückenlänge. Er stammt von der Saldanhabai und wurde am 5. Nov. 1912 von cand. Olsen konserviert. Die Länge des Embryos über den Rücken gemessen beträgt 280 mm. Die fetale Krümmung ist eine sehr geringe. Der Kopf ist in einem sehr stumpfen Winkel dem Rumpfe angesetzt und der Schwanz nur wenig eingebogen.

Die Stirn erhebt sich in einem gebogenen stumpfen Winkel über der Schnauze. Die Nasenlöcher konvergieren spitz nach vorn und ihr vorderer Rand ist 32 mm von der Oberkieferspitze entfernt. Die direkte Entfernung der Oberkieferspitze vom hinteren Mundwinkel beträgt 55 mm. Die Augenspalte ist 5 mm lang.

Die Anlagen der Hautknollen sind sehr deutlich wahrnehmbar. In der Medianen des Oberkiefers finden sich vor den Nasenöffnungen sechs Anlagen. Seitlich davon liegt jederseits eine Reihe von drei Anlagen, die sich aber nicht so weit nach vorn erstrecken, und zwei weitere, nicht sehr regelmäßige Reihen liegen lateral den Oberkieferrändern genähert. In der oberen Reihe zähle ich sieben, in der darunter liegenden, mehr die Mitte der Oberkieferlänge einnehmenden vier Anlagen. Am Unterkiefer liegen jederseits drei nicht sehr deutliche Längsreihen, die vorn zu einem dichteren Felde zusammentreten. Das große, schmale Epidermisgebilde in der Mittellinie des Unterkiefers liegt 8 mm von dessen Spitze entfernt und seine Gesamtlänge beträgt 9 mm.

Die Ohröffnung befindet sich auf einer sehr kleinen, aber doch deutlichen Papille, 15 mm hinter dem Hinterende der Augenspalte.

Die Vorderextremität ist 50 mm lang, wovon auf den proximalen Teil 19 mm kommen. Ihre Breite beträgt 14 mm. In ihrem

distalen Teile ist die Vorderextremität stark kaudalwärts gebogen. Der dorsale Hautkamm hat sich zu einer Rückenflosse konzentriert, deren höchster Punkt 4 mm über die Umgebung vorragt und 88 mm vom Schwanzende entfernt ist. Der Embryo ist weiblichen Geschlechts und der Vorderrand des kleinen Genitalhöckers liegt von dem hinteren Insertionsrande des Nabelstranges 32 mm, sein Hinterrand vom After 13 mm entfernt. Zwei schmale Längsschlitze zu beiden Seiten der Genitalöffnung stellen die Öffnungen der Mammarorgane dar. Auf den After folgt kaudalwärts zu eine kurze, aber ziemlich hohe Analflosse. Die Schwanzflossenflügel sind auf eine Länge von 28 mm am Schwanze inseriert und ihre Gesamtbreite beträgt 37 mm. Der Schwanz ist etwas nach rechts gedreht.

Stadium XV.

(Taf. III, Fig. 23.)

Die direkte Körperlänge dieses Embryos, männlichen Geschlechts, der mit dem folgenden zusammen als Zwilling der gleichen Mutter entstammt, beträgt 380 mm und die Länge, von der Schnauzenspitze über den Rücken gemessen zum Ende der Schwanzflosse, 480 mm. Er wurde am 7. Nov. 1912 in der Saldanhabai von cand. Olsen in Formol konserviert.

Der Kopf und der Schwanz zeigen dieselbe geringe Neigung zum Rumpfe wie das folgende Stadium.

Die 8 mm langen Nasenöffnungen, die spitz nach vorn konvergieren, sind mit ihrem Vorderende 62 mm von der Oberkieferspitze entfernt. Die direkte Entfernung der Oberkieferspitze vom Mundwinkel beträgt 101 mm. Die Augenspalte, die geschlossen ist, hat eine Länge von 7 mm. Die Anordnung der Hautknollenanlagen ist fast genau die gleiche wie bei Stadium XVI. Der in der Medianlinie des Unterkiefers liegende eigenartige Fortsatz hat eine 12 mm lange, schmale Basis und an ihn schließt sich ein deutlicher, breiter medianer Kiel. Die Ohrpapille ist deutlich angelegt und hat vom Hinterrand der Augenspalte eine Entfernung von 29 mm.

Der Vorderrand der Brustflosseninsertion ist 30 mm vom Mundwinkel entfernt und die Breite der Brustflosse beträgt an der Insertion 27 mm, die größte Breite, im ersten Drittel der Länge gelegen, 29 mm, und die Gesamtlänge 110 mm, wovon

auf den proximalen Teil 43 mm kommen. Die Form der Brustflosse ist im übrigen vollkommen die gleiche wie die des folgenden Stadiums.

Der höchste Punkt der Rückenflosse liegt, über den Rücken gemessen 170 mm vom Schwanzende entfernt. Ihre Basis ist ca. 45 mm lang und über ihre Umgebung erhebt sie sich etwa 5 mm hoch.

Der Vorderrand des Penis ist von dem Hinterrand der Nabelstranginsertion 28 mm entfernt, der Hinterrand des Penis vom After 27 mm. Dazwischen liegen in 11 mm Entfernung vom Hinterrand des Penis die beiden dicht nebeneinander gelegenen männlichen Zitzenrudimente. 10 mm hinter dem After beginnt die 18 mm lange, deutlich entwickelte Analflosse. Die Länge der Insertion der Schwanzflossenflügel beträgt 55 mm. Beide Schwanzflossenflügel sind etwas nach abwärts gebogen. Die Gesamtbreite der Schwanzflosse beträgt 95 mm.

Stadium XVI.

Die direkte Körperlänge dieses sehr gut erhaltenen weiblichen Embryos vom Scheitel bis zum Schwanzflossenende beträgt 390 mm, die Länge, von der Schnauzenspitze über den Rücken gemessen zur Schwanzflosse, 500 mm. Der Embryo stammt von der Saldanhabai, wo er am 7. Nov. 1912 von cand. Olsen in Formol konserviert wurde. Mit dem vorhergehenden Stadium zusammen bildet er ein Zwillingspaar. Die Neigung des Kopfes zum Rumpfe ist eine geringe und auch der Schwanz ist wenig eingekrümmt.

Stirn und Schnauze bilden eine gerade Linie und die spitz konvergierenden Nasenlöcher haben eine Länge von 8 mm. Vor ihnen erhebt sich ein hoher, medianer Kiel. Die Entfernung des Vorderendes einer Nasenöffnung von der Oberkieferspitze beträgt 68 mm, die direkte Entfernung der Oberkieferspitze vom Mundwinkel 107 mm. Die völlig geschlossene Augenspalte hat eine Länge von 10 mm. Sehr schön ausgebildet sind die Anlagen der Hautknollen. Über ihre Anordnung ist folgendes zu berichten. In der Medianlinie des Oberkiefers liegen fünf Anlagen, von denen die letzte noch vor dem leistenartigen Kiele steht, der zur Nasenregion zieht. Seitlich von den Nasenlöchern und noch etwas weiter kaudal liegen rechts zwei, links drei Anlagen. Längs des Seitenrandes des Oberkiefers finden sich in zwei etwas ineinander

geschobenen Reihen weitere Anlagen, zusammen jederseits 10 an der Zahl.

Der Unterkiefer enthält seitlich drei unregelmäßige Reihen von Anlagen, vorn ein dichtes Feld zahlreicher kleinerer Tuberkel, unter denen jederseits drei größere Hautknollen liegen und in der ventralen Medianlinie, 24 mm von der Unterkieferspitze entfernt, ein sehr ansehnliches Hautgebilde, dessen schmale Basis 11 mm lang ist und das sich 3 mm über die Umgebung erhebt. Hinter diesem Hautanhange tritt in der Mittellinie weiter kaudalwärts eine zwar schwache, aber doch deutlich sichtbare kielartige Erhebung auf.

Die äußere Ohröffnung ist rechts nicht sichtbar, links liegt sie auf einer flachen, weißlich durchschimmernden Papille 29 mm von dem Hinterrande der Augenspalte entfernt.

Der Vorderrand der Brustflosseninsertion ist 49 mm vom Mundwinkel entfernt und die Breite der Insertion beträgt 26 mm. Die Länge der Brustflosse ist 119 mm, wovon auf den proximalen Teil 44 mm kommen. Ihre größte Breite erreicht die Brustflosse im proximalen Drittel ihrer Gesamtlänge mit 29 mm. Das distale Ende krümmt sich sichelförmig kaudalwärts. Der Vorderrand ist mit 11, zum Teil sehr kräftigen Höckern besetzt, der Hinterrand nur in seinem distalsten Teile, während er in den proximalen zwei Dritteln seiner Gesamtlänge völlig glatt ist. Auch ist der Hinterrand fast messerschneidenartig zugeschärft, während der Vorderrand relativ dick ist.

Die Rückenflosse erhebt sich etwa 4 mm über den dahinter liegenden, sehr niedrigen dorsalen Hautkamm und ihr Hinterrand fällt steiler ab als der Vorderrand. Die Spitze der Rückenflosse ist 161 mm vom Schwanzende entfernt und ihre gesamte Basis hat eine Länge von 38 mm. Der Vorderrand der weiblichen Genitalöffnung ist 57 mm vom Hinterrande der Nabelstranginsertion entfernt und vom Hinterrande der Genitalöffnung bis zum quergestellten, etwa halbmondförmig gestalteten After sind es 11 mm. Zu beiden Seiten der Geschlechtsöffnung liegen auf wulstigen Erhebungen kleine Längsschlitze: die Öffnungen der Mammardrüsen. Die „Analflosse" beginnt 16 mm hinter der Afteröffnung und hat eine Länge von 21 mm. Sie erhebt sich über 4 mm über ihre Umgebung. Die Schwanzflossenflügel haben eine Insertionslänge von 54 mm und die Gesamtbreite der Schwanzflosse beträgt 165 mm. Der Schwanz ist nach links gedreht und die beiden Flügel hängen nach unten herab.

Vergleichender Teil.

Nach dieser Schilderung der einzelnen mir vorliegenden Stadien will ich zu einer Vergleichung von deren äußerer Körperform übergehen und den Stoff in folgende Abschnitte gliedern: A. Fetalkrümmung. B. Entwicklung einzelner Körperregionen und Organe. a) Rumpf und Hals, b) äußere Kopfform, c) Schnauze, d) äußere Nasenöffnungen, e) Auge, f) äußeres Ohr, g) Haare und Hautknollen, h) Gaumen, i) Bauchfurchen, k) Entwicklung der Brustflossenform, l) äußere Anlagen der Hinterextremitäten, m) Rückenflosse, n) Analflosse, o) Schwanz und Schwanzflosse, p) Asymmetrie, q) äußere Geschlechtsorgane, r) Mammaranlagen.

A. Fetalkrümmung.

Vergleichen wir die 16 Embryonen auf den Grad ihrer fetalen Krümmung hin, so läßt sich nur sagen, daß diese nur im großen und ganzen mit der Zunahme der Körperlänge abnimmt, daß aber diese Abnahme bei den einzelnen Stadien durchaus nicht gleichmäßig erfolgt. Zunächst nimmt die fetale Krümmung in den ersten vier Stadien erheblich zu. Relativ am geringsten ist sie im kleinsten Stadium, während sie in Stadium IV sehr auffällig ist. Dieser Embryo, den ich selbst den Eihüllen entnommen habe, zeigt die fetale Krümmung so stark, daß Schnauze und Schwanzspitze einander fast berühren. Dagegen hat das Stadium V wieder eine geringere Krümmung, etwa entsprechend dem Stadium III, während Embryo VI wieder erheblich mehr gekrümmt ist. Dann nimmt die fetale Krümmung in den nächstfolgenden Stadien mehr und mehr ab und nur die Stadien X und XI fallen aus dieser regelmäßigen Anordnung heraus, indem sie wieder eine stärkere Krümmung zeigen. Im Stadium XII, also bei einer direkten Länge von 1,45 mm kann man schon von einem nahezu gestreckten Körper reden.

Im Zusammenhang mit der Fetalkrümmung möchte ich kurz die Frage erörtern, ob sich eine Verlagerung der distalen Schwanzregion aus der Sagittalebene konstatieren läßt. Diese Frage ist im Hinblick auf die Asymmetriefrage nicht ohne Belang. Doch bin ich leider nicht imstande, sie präzis zu beantworten. Bei einem Embryo (Stadium XIII) hat ganz offenkundig eine künstliche, durch Konservierung und Verpackung erzeugte Verlagerung Platz gegriffen und dieser muß von vornherein aus-

geschieden werden. Wenn wir die übrigen Embryonen betrachten, so zeigen die Stadien I—V keine Abweichungen von der Mittellinie. Embryo VI hat eine deutliche Abweichung des distalen Schwanzteiles nach rechts zu verzeichnen. Bei VII, VIII und X liegt der Schwanz in der Mittellinie, bei IX und XI ist er nach rechts gedreht. Ebenso ist er bei XII nach rechts gedreht, während Stadium XIII in seiner äußeren Form zu stark verdrückt ist, als daß man es heranziehen könnte. Stadium XIV hat wieder eine deutliche Drehung des Schwanzes nach rechts zu verzeichnen und nur die beiden Zwillinge XV und XVI bilden die einzige Ausnahme, indem bei dem einen der Schwanz eine leichte Drehung nach links aufweist, während der andere keinerlei Drehung zeigt.

Sehen wir von diesen beiden Fällen ab, da bei der Zwillingsbildung besondere Verhältnisse obwalten können, so ergibt es sich, daß die jüngsten Stadien keine Drehung der Schwanzflosse aufzuweisen haben, von den darauf folgenden finden wir fünf Stadien mit einer deutlichen Drehung nach rechts, keines mit einer Drehung nach links.

Ich will hieraus noch keine Schlüsse ziehen und nur diese Tatsache verzeichnen. Weitere Beobachtungen an neuem Material sind abzuwarten.

B. Entwicklung einzelner Körperregionen und Organe.

a) Rumpf und Hals.

Es ist hier nur darauf verwiesen, daß die Dicke des Rumpfes etwa im Stadium IV am stärksten ist und von da an allmählich wieder abnimmt. Auch das Vorhandensein einer Halsregion bei den kleinsten Embryonen läßt sich deutlich konstatieren sowie ihr allmähliches Verschwinden bei den größeren, und auch die Absetzung des Schwanzes vom Rumpfe ist bei den kleinsten Stadien eine sehr ausgeprägte, während sie sich schon von Stadium V an verliert.

b) Äußere Kopfform.

Die Entwicklung des Kopfes und seiner einzelnen Regionen läßt sich an der Hand der gegebenen Abbildungen recht schön verfolgen. In den Stadien I und II ist die Scheitelregion des Kopfes etwas deformiert, dagegen recht gut in den nächsten Stadien erhalten. Es läßt sich an ihnen folgendes erkennen. Auf Stadium III sehen wir, daß das Vorderhirn wie das Mittelhirn sich stark ent-

wickelt haben und zwischen beiden sich eine leichte Einsenkung äußerlich dokumentiert. Ebenso wird die Mittelhirnregion von der des Hinterhirns äußerlich durch eine Depression markiert. Eine breite Vorwölbung zeigt die Stelle des Nachhirns an. Die hochgewölbte steile Stirn bildet mit der kurzen Schnauze einen scharfen Winkel. Schon im nächsten Stadium IV sind die Verhältnisse völlig geändert. Der Kopf ist nicht mehr so hoch gewölbt, die Depressionen zwischen Vorderhirn und Mittelhirn, sowie Mittelhirn und Hinterhirn sind geschwunden und die Vorwölbung in der Nachhirnregion hat einer flachen Einsenkung Platz gemacht. Zwar ist die Stirn relativ niedriger und weniger steil, aber der Winkel, den sie mit der Schnauze bildet, ist doch noch ein recht scharfer. Während in Stadium III die Mittelhirnregion den höchsten Punkt des Kopfes darstellt, ist bei IV und noch mehr bei V die Vorderhirnregion am höchsten. Von VI und VII beginnt der Kopf ein abgerundetes Profil zu bekommen, die Stirn wird immer flacher und geht in immer gestreckterem Winkel in die Schnauzenregion über, bis in den größten Stadien ein Absatz der Stirn gegen die Schnauzenpartie nicht mehr erkennbar ist.

Von Stadium X an tritt ein starkes Wachstum des Kopfes gegenüber dem übrigen Körper ein. Während noch der Embryo IX eine Schnauzen-Nackenbreite von 32 mm besitzt, weist der Embryo X bereits eine solche von 41 mm auf, der Embryo XI eine solche von 42 mm.

c) Schnauze.

Schon ein flüchtiger Vergleich der Abbildungen lehrt, daß die Schnauze ursprünglich kurz ist und ihre exzessive Länge erst im Laufe der Entwicklung erhält.

Auf Stadium I ist von einer vorspringenden Schnauzenpartie überhaupt kaum die Rede. Der Winkel, den die steile Stirn mit der ebenfalls steilen oberen Schnauzenpartie bildet, ist ein wenig deutlicher, so daß man die Schnauze als sehr klein bezeichnen muß. Im nächsten Stadium ist sie schon etwas größer geworden und im Stadium III springt sie ganz deutlich vor. Ein rapides Wachstum der Schnauze hat zwischen Stadium III und IV stattgefunden, und ihre relative Größenzunahme läßt sich unschwer in den nächsten Stadien erkennen. Diese Größenzunahme zahlenmäßig festzulegen, ist recht schwierig. Zunächst will ich eine vergleichende Zusammenstellung der Länge der Mundspalte geben.

Die Mundspalte reicht bei Stadium I nur etwas unter und hinter den Vorderrand des Augenbulbus, ebenso bei II und III. Dagegen ist sie von Stadium IV an viel weiter nach hinten verlängert und reicht nunmehr bis unter den Hinterrand des Augenbulbus. Das ist natürlich bei der Vergleichung der Mundspaltenlänge nicht außer acht zu lassen.

In folgendem will ich die Länge der Mundspalte sowie ihr Verhältnis zur Körperlänge, über den Rücken gemessen, bei den einzelnen Stadien angeben.

Stadium	Rückenlänge in mm	Mundspalte in mm	Verhältniszahl
I	47	5,5	1:8,5
II	58	8	1:7,2
III	62	6	1:10,3
IV	85	11	1:7,7
V	92	12	1:7,7
VI	126	20	1:6,3
VII	105	16	1:6,6
VIII	114	18	1:6,3
IX	114	16	1:7,1
X	148	25	1:5,9
XI	151	24	1:6,3
XII	210	36	1:5,9
XIII	270	52	1:5,2
XIV	280	55	1:5,1
XV	480	101	1:4,75
XVI	500	107	1:4,66

Daraus läßt sich ersehen, daß die Länge der Mundspalte im Verhältnis zur Körperlänge (über den Rücken gemessen) ganz erheblich zunimmt. Am kürzesten ist sie bei den jüngsten Embryonen, im Verhältnis doppelt so groß bei den größeren, hier nimmt sie von Stadium IX an graduell ganz regelmäßig zu, während in den vorausgehenden Stadien das Verhältnis etwas schwankt. Was die äußere Linie der Mundspalte anbetrifft, so ist sie in verschiedenem Grade eingebogen, und dem entsprechend der Unterkiefer in der Mitte etwas nach oben gewölbt. Besonders auffällig ist das bei den beiden kleinsten Stadien. Da die Mundspalte, wie schon erwähnt, bereits bei Stadium IV stark nach hinten zu vergrößert worden ist, läßt sich ihre Länge zur Feststellung des Schnauzenwachstums nur mit Vorsicht verwenden. Bei den kleineren Embryonen läßt sich übrigens statt der Körperlänge auch der sagittale Schnauzen-Nackendurchmesser des Kopfes in

der Fortsetzung der Mundspalte verwenden. Wir erhalten dann folgende Werte:

Stadium	Schnauzen-Nackendurchmesser in mm	Mundspalte in mm	Verhältnis
I	12	5,5	1:2,2
II	14	8	1:1,8
III	15	6	1:2,5
IV	21	11	1:2
V	25	12	1:2
VI	37	20	1:1,8
VII	28	16	1:1,8
VIII	31	18	1:1,7
IX	32	16	1:2
X	41	25	1:1,64
XI	42	24	1:1,75

Auch aus diesen Verhältniszahlen geht wiederum hervor, daß nur die beiden Stadien I und III eine erheblich kleinere Mundspalte haben, daß diese aber bereits im Stadium II wie den darauffolgenden soweit herangewachsen ist, daß die Proportion zum sagittalen Schnauzen-Nackendurchmesser, in gewissen Grenzen schwankend, doch die gleiche bleibt.

Beim erwachsenen Wale ist bekanntlich der Unterkiefer nicht unerheblich größer als der Oberkiefer, den er vorn weit überragt. So ist das auch bei den meisten der mir vorliegenden Embryonen, bis auf die fünf kleinsten Stadien, bei denen Oberkiefer und Unterkiefer gleich groß sind. Aber auch Stadium XII, XIII und XIV weisen die gleiche Größe von Ober- und Unterkiefer auf, so daß wir also annehmen können, daß das relativ stärkere Wachstum des Unterkiefers eine erst später auftretende Erscheinung ist, die sich erst in der Entwicklungsperiode von Stadium VI bis zu Stadium XVI ausbildet, während sie beim erwachsenen Tiere ein konstantes Merkmal ist.

d) Äußere Nasenöffnungen.

Die Entfernung des Vorderrandes der äußeren Nasenöffnungen von der Oberkieferspitze ist in Proportion zu der über den Rücken gemessenen Länge jedes Embryos von der Schnauzenspitze bis zum Schwanzende zu setzen.

Stadium	Rückenlänge in mm	Nase-Oberkieferspitze in mm	Verhältnis
I	47	3,5	1:13,43
II	58	5	1:11,6
III	62	5	1:12,4
IV	85	7	1:12,1
V	92	8,3	1:11,8
VI	126	13	1:9,7
VII	105	10	1:10,5
VIII	114	11	1:10,3
IX	114	10	1:11,3
X	148	15	1:9,9
XI	151	16	1:9,4
XII	210	20	1:10,5
XIII	270	30	1:9
XIV	280	32	1:8,6
XV	480	62	1:7,74
XVI	500	68	1:7,35

Zunächst ergibt sich aus der Tabelle eine nicht unerhebliche relative Zunahme der Entfernung Nase-Oberkieferspitze, auf die gesamte Rückenlänge bezogen. Beim kleinsten Embryo ist das Verhältnis 1:13,43. Bei den nächsten Stadien schwankt das Verhältnis zwischen 1:11,6 und 1:12,4, während es von Stadium XIII an ganz erheblich und graduell abnimmt, von 1:9 des Stadiums XIII auf 1:7,35 im Stadium XVI sinkend.

Es ergibt sich daraus der Schluß, daß die relative Entfernung der Nasenöffnung zu der Schnauzenspitze innerhalb der mir zur Untersuchung vorliegenden Stadien nicht unerheblich zunimmt. Freilich muß man immer berücksichtigen, daß trotz der exaktesten Messungen gewisse Fehlergrenzen der Relativzahlen vorhanden sein müssen, die aus der Vergleichung mit der nach dem Grade der fetalen Krümmung recht variierenden Rückenlänge resultieren. In jenen Stadien, die noch kleiner als Stadium I meiner Serie sind, wird die Entfernung der Nasenöffnungen von der Oberkieferspitze auch relativ noch erheblich geringer sein.

Es ist nun von großem Interesse zu verfolgen, wie sich das Verähltnis der Nasen-Oberkieferspitzenlänge zur Rückenlänge bei erwachsenen Tieren stellt. True (1904, p. 223) hat die Messungen von 13 erwachsenen Megaptera zusammengestellt und daraus ergibt sich, daß die Entfernung im Verhältnis zur Länge im Mittel etwa 1:5,5 beträgt, bei dem größten Exemplar aber etwas unter 1:4. Das kleinste Exemplar hatte ein Verhältnis von 1:6,3 auf-

zuweisen. Zwar bemerkt True dazu „cannot account for this small measurement", mir scheint es aber durchaus richtig zu sein, da es sich an die Masse bei den größeren Embryonen anschließt. Jedenfalls steht die Tatsache fest, daß die Entfernung Nase—Oberkieferspitze beim erwachsenen Tiere sehr viel größer ist als bei Embryonen, und daß das Wachstum dieser Region auch nach der Geburt schneller vorangeht als das übrige Längenwachstum.

Die Stellung der Nasenlöcher zueinander verändert sich im Laufe der Entwicklung in ganz auffälliger Weise. Es ist darauf noch von keiner Seite aufmerksam gemacht worden, daß die beiden getrennten Nasenöffnungen, die bekanntlich beim erwachsenen Tiere wie bei größeren Embryonen spitz nach vorn zu konvergieren, bei kleineren Embryonen nahezu transversal zur Sagittalebene angeordnet sind. Ein Vergleich der Fig. 1, 5 und 12 ergibt ohne weiteres, auf welche Weise diese Umformung vor sich geht. Bei den kleinsten Embryonen ist die Lagerung noch nahezu transversal, schon im Stadium IV beginnt aber der Winkel, indem beide Öffnungen konvergieren, ein weniger stumpfer zu werden (s. Fig. 16) und im Stadium V ist daraus schon ein rechter Winkel geworden (s. Fig. 18). In den darauf folgenden Stadien wird der Winkel immer spitzer und die größten Stadien zeigen die Stellung der beiden Nasenlöcher ungefähr so wie das erwachsene Tier auch. Von den äußeren Nasenöffnungen beim erwachsenen Tiere schreibt Sars (1880, p. 10), daß sie in einer Vertiefung liegen, hinter einem vorspringenden Buckel, von dem aus der mediane Kiel des Oberkiefers seinen Ursprung nimmt. Bei den mir vorliegenden größeren Embryonen, die sich durch eine ganz vorzügliche Plastik ihrer Körperoberfläche auszeichnen, liegen die Nasenöffnungen auf einer Erhebung, die sich nach hinten zu gabelt und eine ziemlich tiefe Grube einfaßt, während sie nach vorn zu mit dem medianen Kiel des Oberkiefers zusammenfließt. Die Grube, die etwas hinter und zwischen den Nasenlöchern gelegen ist, kann die Gestalt eines Längsschlitzes annehmen. Jedenfalls liegen aber die Nasenlöcher selbst nicht in einer Vertiefung, sondern nicht unerheblich erhöht.

Bei den Zahnwalen sind bekanntlich die Nasenlöcher zu einer unpaaren transversal gestellten Öffnung verschmolzen. Die Entwicklungsgeschichte ergibt, daß diese Verschmelzung sehr frühzeitig erfolgt. Bei dem von mir seinerzeit (1893) beschriebenen Embryo von Phocaena communis von 25 mm Länge hatte diese Verschmelzung bereits begonnen, aber auch bei dem 18 mm langen Embryo in Guldberg und Nansens Werk stoßen die beiden

transversal gestellten, nach vorn zu konkaven Nasenöffnungen mit ihren medialen Enden bereits zusammen. Auch bei einem 17 mm langen Embryo dieser Art sind beide durch eine flache Grube verbunden und weisen also auch schon das beginnende Zahnwalmerkmal auf. Nur der kleinste Embryo dieser Art von 6½—7 mm Nacken-Steißlänge war mit zwei 1½ mm voneinander getrennten transversal gelagerten Geruchsgruben versehen und das gleiche fand ich bei dem auf Fig. 24—26 abgebildeten 11 mm langen Embryo von Phocaena Dalli.

Es erhellt daraus, daß bei den Zahnwalen die Verschmelzung der beiden Nasenlöcher zu einer unpaaren transversal gestellten Öffnung schon sehr frühzeitig erfolgt, in einem Stadium, welches noch die Anlagen der Hinterextremitäten zeigt. Bei den Bartenwalen dagegen bleiben die ursprünglich ebenfalls transversal gestellten Nasenlöcher dauernd getrennt und ändern ihre Lage, indem sie im Laufe der Weiterentwicklung zu zwei getrennten immer spitzer konvergierenden, schließlich nahezu parallel laufenden Längsschlitzen werden.

Aber auch in den frühesten Stadien, in welchen, wie bei allen Säugetieren, die beiden Nasenöffnungen getrennte Anlagen bilden, findet sich schon ein Unterschied zwischen Zahn- und Bartenwalen, indem bei ersteren jede Nasenöffnung nach vorn konkav eingebuchtet ist, während die Bartenwalembryonen eine nach vorn zu leicht konvexe Krümmung aufzuweisen haben (s. Taf. I, Fig. 5). Also schon in diesem frühen Stadium ist eine deutliche Differenz in der Bildung der äußeren Nasenöffnungen bei beiden Walordnungen bemerkbar, und das spricht ebenfalls wieder für einen diphyletischen Ursprung von Zahn- und Bartenwalen.

e) Auge.

Über die Entwicklung des Auges, soweit es äußerlich sichtbar ist, läßt sich an der Hand meines Materials feststellen, daß es bei kleinen Embryonen relativ sehr viel größer ist als in den größeren Stadien. Man betrachte daraufhin die Fig. 2, 10 und 11 und vergleiche sie mit Fig. 23. Bei allen Embryonen findet sich um die Augenöffnung herum ein breiter, stark wulstig vorspringender Ring, der bei den kleinsten Stadien besonders in dorsaler wie ventraler Richtung gegen das übrige Integument scharf abgesetzt ist und die Anlage des Augenlides darstellt, bei den größeren dagegen allmählich in die Umgebung übergeht. Während dieser breite

Wulst bei den kleineren Embryonen nahezu kreisrund ist, beginnt er bei den größeren sich in der Längsrichtung der Mundspalte etwas in die Länge zu ziehen, und bei dem erwachsenen Tiere stellt er ein paar relativ schmale Hautfalten um die querovale, fast schlitzförmige Augenöffnung dar, die als Augenlider aufgefaßt werden. Die Augenöffnung ist in den kleinsten Stadien von ungefähr querovalem Umriß, jedoch bildet die obere Begrenzung mit der unteren nach vorn wie nach hinten zu einen scharfen Winkel (s. Fig. 2 und 7). Auch ist die obere Begrenzungslinie höher gewölbt als die untere. Die Linse schimmert deutlich hindurch und um sie herum ein Ring dunklen Pigmentes, der Iris angehörig. Die Breite dieser Augenöffnung ist relativ so beträchtlich, daß sie noch auf Stadium III etwa ein Siebentel der Schnauzen-Nackenlänge beträgt. Da sie auch bei den kleineren Stadien I und II den absolut gleichen Durchmesser von 2 mm hat, ist sie bei letzteren beiden also relativ noch größer. Auch Stadium IV—IX weisen trotz ihrer beträchtlicheren Körpergröße eine Augenspalte von 2 mm Länge auf, und somit läßt sich feststellen, daß die Augenspalte bereits in Stadium I den gleichen Durchmesser hat wie in Stadium IX, daß sie also, mit anderen Worten, nicht wächst, während der Körper um das Mehrfache an Größe zunimmt. In den darauffolgenden größeren Stadien wächst die Augenspalte ungefähr in gleicher Proportion mit der Körperlänge. Schon frühzeitig, mit Stadium IV bereits beginnend, wandelt sich die querovale Augenspalte in einen Schlitz um, der bei den größeren Embryonen nur als Strich erscheint.

Aus diesen Befunden erhellt, daß die Vorfahren der Bartenwale eine sehr viel größere Augeöffnung besessen haben müssen, und daß diese erst während der Entwicklung der Walcharaktere an Größe so reduziert worden ist. Die kleine Augenöffnung der Bartenwale ist also, wie die Entwicklungsgeschichte nachweist, eine Anpassung an das Leben im Wasser. Gleichzeitig mit der Verkleinerung der Augenöffnung ging eine Veränderung in deren äußerer Form, indem diese aus einem Queroval mit hochgeschwungener oberer Begrenzung, zu einem ziemlich schmalen Spalte wurde.

Von Interesse ist es in dieser Hinsicht, die Zahnwale zum Vergleich mit den Bartenwalen heranzuziehen. Auch bei diesen ist die querovale Augenöffnung klein, sehen wir uns aber sehr kleine Embryonen daraufhin an, so finden wir auch hier das Auge relativ beträchtlich größer. so z. B. bei dem von mir beschriebenen Embryo von Phocaena communis von 25 mm Länge (1893, Taf. XIV,

Fig. 2) und auch die Form der Augenöffnung ist der der Bartenwale ähnlich. Dagegen ist den Abbildungen noch kleinerer Stadien der gleichen Art in GULDBERG und NANSENS Werk (1894, Taf. IV) zu entnehmen, daß die Augenöffnung relativ sehr viel kleiner ist als bei dem von mir abgebildeten Embryo.

Während bei meinem 25 mm großen Embryo die Augenöffnung über 2 mm breit ist, mißt sie bei dem 18 mm großen Embryo auf Taf. IV, Fig. 17 und 18 bei GULDBERG und NANSEN nur 0,75 mm. Bei dem geringen Größenunterschied beider Embryonen halte ich es für ausgeschlossen, daß die Augengröße in der zwischen den beiden Stadien liegenden Periode um fast das Dreifache zunimmt. Hier muß also ein Fehler in den Abbildungen vorhanden sein. Das wird mir zur Gewißheit durch die Bemerkung GULDBERGS auf p. 37, daß bei diesem Embryo die offenen, verhältnismäßig großen Augen $1\frac{1}{4}:1$ mm messen. Wir können also wohl annehmen, daß auch bei Zahnwalen ähnlich wie bei Bartenwalen das freie Auge bei den landlebenden Vorfahren relativ bedeutend größer gewesen ist, und daß es durch den Einfluß des Wasserlebens an Größe eingebüßt hat. Zahnwale und Bartenwale weisen danach in der Reduktion der Augengröße eine deutliche Konvergenz auf.

f) Das äußere Ohr.

Zum ersten Male vermag ich bei Bartenwalen die embryonale Anlage eines äußeren Ohres mit voller Sicherheit zu demonstrieren. Während bei den Stadien I und II die äußere Modellierung des Kopfes nicht gut erhalten war, hat Stadium III einen vorzüglichen Erhaltungszustand aufzuweisen, und die Anlagen eines äußeren Ohres sind auf beiden Seiten deutlich wahrnehmbar (s. Taf. I, Fig. 10, 11 und 13). Wie auf p. 12 bereits angegeben, ist die äußere Ohröffnung beiderseits ein annähernd parallel zur Rumpflängsachse verlaufender Schlitz. Auf der linken Seite ist dieser Schlitz von zwei Höckern umwallt, von denen der kopfwärts gelegene der kleinere ist. Diese Höcker sind zwar ziemlich flach, aber doch scharf von der Umgebung abgegrenzt. Ein dritter, weniger deutlich abgegrenzter Höcker schiebt sich von der ventralen Seite her zwischen die beiden anderen ein und bildet für die Ohröffnung die ventrale Begrenzung. Auf der rechten Seite (s. Fig. 11 und 13) sind nur die beiden seitlichen Höcker vorhanden, diese aber in schärfster Ausprägung. Wir können also hier eine asymmetrische

Ausbildung der äußeren Ohranlagen bereits in einem so frühen embryonalen Stadium konstatieren. Der hintere bedeutend größere Höcker ist durch eine tiefe Furche scharf von der Umgebung abgehoben; diese Furche verliert sich allmählich scheitelwärts (siehe Fig. 13). Beträchtlich kleiner ist die kranialwärts vor der Ohröffnung gelegene Papille. Beide Papillen haben eine abgeflachte Oberfläche. Aus der schlitzförmigen Ohröffnung ragt der freie Rand einer dicken Membran. Diese die äußere Ohröffnung begrenzenden Höcker können nur als die ersten Anlagen eines äußeren Ohres aufgefaßt werden. Diese Anlagen sind allem Anscheine nach nur kurze Zeit sichtbar. Auf Stadium IV ist nichts mehr von ihnen zu sehen, nur die äußere Ohröffnung ist als feiner Längsspalt sichtbar. Auf Stadium V ist auf der linken Seite die äußere Ohröffnung deutlich sichtbar als ein Schlitz, der von hinten her von einer flachen Papille teilweise überwallt wird. Aus dem Schlitz schaut ein ganz kleines tentakelartiges Gebilde, über dessen Natur sich nichts weiter aussagen läßt (Fig. 19). Auch in den beiden folgenden Stadien ist die äußere Ohröffnung ein von hinten her überwölbter Schlitz. Von Stadium VIII an kommt die Ohröffnung auf eine Papille zu liegen, die sich ziemlich deutlich von der Umgebung abhebt und selbst dem größten Stadium Nr. XVI nicht fehlt. Das konstante Vorkommen dieser Papille, die sehr gut bei den äußerlich am besten konservierten Embryonen zu sehen ist, zeigt, daß wir es hier mit einer konstanten Bildung zu tun haben. Wie uns Stadium V—VII lehren, entsteht diese, die Ohröffnung tragende Papille auf der Grundlage, die im Stadium III die Aurikularhöcker entstehen ließ. Man kann also mit Recht diese Papille als ein zweites, sekundäres Stadium der äußeren Ohrbildung auffassen. Diese Papille verschwindet bei Embryonen von etwa 70 cm Länge an, und die äußere Ohröffnung wird aus einem Spalt, eine sehr feine punktartige Öffnung, die sich nur schwer auffinden läßt.

Wir können also feststellen, daß den Bartenwalen in frühem embryonalem Stadium Anlagen eines äußeren Ohres zukommen, und daß diese zu einer die äußere Gehöröffnung tragenden Papille verschmelzen, sie später völlig schwindet. Ferner ist die äußere Ohröffnung ursprünglich ein relativ großer in der Längsrichtung des Rumpfes verlaufender Schlitz, der zu einer immer feineren punktartigen Öffnung wird.

Wir kommen nunmehr zu einer Vergleichung mit den entsprechenden Anlagen bei Zahnwalen. Auch hier habe ich (1893,

p. 350f.) Rudimente eines äußeren Ohres nachweisen können, und zwar bei einem Embryo von Phocaena communis von 25 mm Länge. Nur auf der linken Seite des Embryos waren die Anlagen des äußeren Ohres deutlich sichtbar, während sie auf der rechten Seite bereits rückgebildet waren. Ich schrieb damals: „Es ist das ein Beweis für die tiefgreifende Asymmetrie in der Körperentwicklung der Cetaceen, welche sich schon in so jungen Stadien bemerkbar macht.“ Dem möchte ich hinzufügen, daß die große Variabilität im Auftreten rudimentärer Organe für dieses asymmetrische Verhalten in erster Linie verantwortlich zu machen ist.

Auch bei dem kleinen Zahnwalembryo findet sich als äußere Ohröffnung eine deutliche Spalte, die Fossa angularis. Sie wird umwallt von sechs Hügeln, drei kranial und drei kaudal gelegenen, von denen die ersteren dem Unterkieferbogen, die drei letzteren dem Zungenbeinbogen angehören. Besonders die kaudal gelegenen Höcker sind wenig scharf voneinander getrennt. Bei etwas größeren Delphinembryonen fließen sie zu einem kranialen schmäleren und kaudalen breiteren, die Ohrspalte begrenzenden Wall zusammen, die ich als Helix hyoidalis und Helix mandibularis bezeichnet habe. Dann erfolgt die Weiterentwicklung durch Verschmelzung beider Wülste zu einer runden Papille, auf deren Spitze die bedeutend kleiner gewordene äußere Gehöröffnung sitzt. Als Resultat hatte sich mir ergeben, daß sich bei den Zahnwalen in frühen embryonalen Stadien ein äußeres Ohr anlegt, in gleicher Weise wie es bei anderen Säugetieren in Erscheinung tritt.

Diese Beobachtung ist bis jetzt ganz vereinzelt geblieben. Guldberg (1904, p. 37), der über sehr kleine Embryonen von Zahnwalen verfügte, schreibt, daß er nicht imstande war, auch nur in einem einzigen Falle meine Resultate zu bestätigen. Er fand stets nur eine spaltförmige Ohröffnung auf einer ganz flachen Erhebung, der er die Bezeichnung Papille nicht zugebilligt wissen will.

Wenn man nicht annehmen will, daß ich mich geirrt habe, als ich eine so eingehende Beschreibung des äußeren Ohres gab, und daß auch mein Zeichner, der vortreffliche, leider so früh verstorbene Adolf Giltsch sich geirrt hat, als er so genaue Abbildungen davon anfertigte, so bleibt nur die Annahme übrig, daß diese rudimentären Anlagen nur in ganz bestimmten Entwicklungsstadien und vielleicht auch da nicht immer in gleicher Ausbildung erscheinen.

Nachdem es mir nunmehr gelungen ist, auch bei Bartenwalen die Anlage eines äußeren Ohres festzustellen, darf ich den Satz

aufstellen, daß den Waltieren in ihrer ersten Entwicklung die Anlage eines äußeren Ohres zukommt.

Kurz erwähnen möchte ich noch, daß eine ähnliche fadenförmige Bildung, wie sie aus der Ohröffnung meines Stadium V vorragt, auch bei Zahnwalembryonen von Howes (1879, p. 407) beschrieben und als Pinnarudiment aufgefaßt worden ist.

g) Haare und Hautknollen.

Die merkwürdigen Hautknollen, welche unserem Wal den norwegischen Namen „Knöhlwal" eingetragen haben, werden schon von Fabricius (1818) erwähnt. Er gibt sie aber nur vom Oberkiefer an, während Rudolphi und Brandt sie umgekehrt nur am Unterkiefer erwähnen. Eschricht (1849, p. 75) beschreibt sie eingehender und stellt fest, daß bei Megaptera „nicht nur die Haare an erwachsenen Tieren, und zwar an denselben Stellen wie bei den Fötus vorhanden sind, sondern daß auch die Hautknollen, woraus die Haare hervortreten, bei ihnen sich so beträchtlich entwickeln, daß sie etwa einen Zoll im Durchmesser". erhalten Später werden sie noch von mehreren Autoren erwähnt, so von Sars, von Struthers (1888), von Rawitz, von True und zuletzt von Japha, der auch ihren Bau in sorgfältiger Arbeit untersucht hat. True (1904, p. 225) hat eine Zusammenstellung ihrer Zahl und Lagerung bei ostatlantischen und westatlantischen Buckelwalen gegeben, aus der hervorgeht, daß die Zahl und die exakte Lage der einzelnen Hautknollen variiert; so können z. B. in der Mittellinie des Oberkiefers vier bis sieben Hauttuberkel vorhanden sein. Die Anordnung im großen und ganzen ist aber bei allen daraufhin untersuchten Exemplaren die gleiche. Japhas an einem Exemplar gemachte Angaben (1910, p. 14), so exakt sie sind, dürfen daher nicht verallgemeinert werden, was die Anordnung im einzelnen, sowie die Anzahl der Tuberkel betrifft.

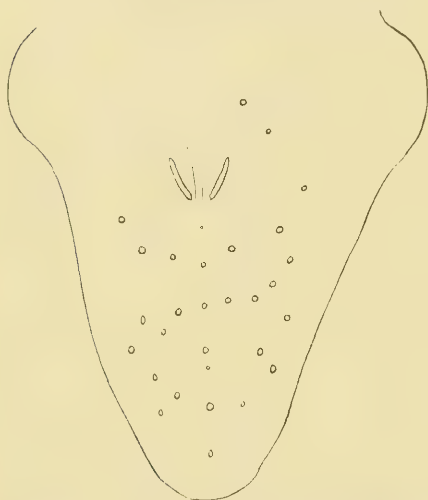
Die mir obliegende Aufgabe ist es nun, die erste Anlage der Hauttuberkel und der Haare an den mir zur Verfügung stehenden Embryonen festzustellen. Gleichzeitig aber ist ein Vergleich zu ziehen zwischen den bei den 14 Embryonen der südlichen Hemisphäre gewonnenen Resultaten mit den beiden pazifischen, sowie denen des nordatlantischen Ozeans, um festzustellen, ob sich irgendwelche Differenzen finden. Stadium I zeigt auch bei aufmerksamster Durchmusterung noch keine Spur von Anlagen, dagegen treten sie auf Stadium II bereits auf, und zwar seitlich am Oberkiefer, wo

fünf hintereinander liegen, eine sechste etwas darunter. Die gleiche Anordnung finden wir am Oberkiefer von Stadium III, hier treten aber außerdem in der Mittellinie zwei Tuberkel auf, der größte davon den Nasenöffnungen genähert, und seitlich davon, etwas vor den Nasenöffnungen, liegt je ein weiterer Tuberkel. Auch der Unterkiefer zeigt in ziemlich unregelmäßiger Anordnung auf jeder Seite einige derartige Anlagen. Bei ein paar solcher Anlagen läßt sich das Vorhandensein einer kleinen Haaranlage konstatieren, die mitten aus dem Tuberkel entspringt.

Weniger ausgeprägt sind die Anlagen in Stadium IV, das aus dem nördlichen Pazifik stammt. Der Oberkiefer enthält auf jeder Seite eine Reihe von fünf Anlagen und dicht darunter je zwei weitere, während, den Nasenlöchern mehr genähert, je ein Tuberkel vorhanden ist. In der Mittellinie konnte ich noch keine Anlagen auffinden. Dagegen waren sie am Unterkiefer in wenig deutlichen seitlichen Reihen vorhanden. Stadium V schließt sich an III an. Die seitlichen Tuberkel des Oberkiefers stehen zu vier bis fünf in einer Reihe, darunter je ein weiterer. In der Mittellinie hat sich die Zahl vermehrt, indem nach vorn zu weitere Anlagen vorhanden sind, insgesamt sechs. Der Unterkiefer enthält seitlich, ziemlich unregelmäßig gestellt, 10 Anlagen jederseits. Diese Anordnung kehrt auf den nächstfolgenden Stadien mit geringen Modifikationen wieder, und die aus den Tuberkeln entspringenden Haaranlagen werden immer größer. Auch nimmt die Zahl der Anlagen immer mehr zu. In der Medianen des Oberkiefers liegen in Stadium IX und XI sieben, in Stadium XII gar acht Tuberkel, und auch in der Medianen des Unterkiefers, nahe der Symphyse treten solche Hautknollen auf, in Stadium VIII eine, in Stadium IX und XI zwei dicht nebeneinander liegende, während in Stadium XII bereits eine dritte etwas kaudalwärts davon erscheint. Diese Hautknollen in der Medianen des Unterkiefers bilden den Ausgangspunkt für ein merkwürdiges Gebilde, welches sich am vorderen Teile des Unterkiefers des erwachsenen Tieres findet (Fig. 1 und 23 *fk*). Es ist dies eine Art H a u t k a m m mit mehreren Erhöhungen, der bei den größeren Embryonen sehr ansehnliche Größe besitzt, und der auch bei einem erwachsenen Tiere bereits von Sars wie auch Struthers (1889, p. 12) beschrieben und abgebildet worden ist. Es fehlt keinem der mir vorliegenden größeren Embryonen und ist daher als ein ganz regelmäßig vorkommendes Gebilde anzusehen. Auch Rawitz (1900, p. 87) hat es anscheinend bei einem weiblichen Buckelwal beobachtet, nennt es aber ein „Hautübel, das

man sonst nur bei alten Menschen antrifft". Von Stadium XII an läßt sich übrigens ein dichtes Feld von Tuberkeln mit Haaranlagen vorn an der Unterkiefersymphyse beobachten, das auch vom erwachsenen Tiere beschrieben worden ist. Die Größe der Tuberkel nimmt schon bei den mir vorliegenden Stadien XV und XVI ganz erheblich zu, und beim Erwachsenen erreichten sie bekanntlich eine Höhe von mehreren Zentimetern.

Bei einem aus dem atlantischen Ozean stammenden Embryo von Megaptera von 510 mm Länge, den ich im Jahre 1890 im Britischen Museum in London untersuchen konnte, war eine sehr erhebliche Zahl von solchen Anlagen am Oberkiefer vorhanden, deren Anordnung beifolgende Skizze wiedergeben (Fig. 1) soll, und von einem im Royal College of Surgeons in London aufbewahrten, ebenfalls aus dem atlantischen Ozean stammenden Embryo schrieb ich (1893, p. 250) folgendes: „In der Mittellinie zwischen Oberkieferspitze und Nasenöffnungen verlief eine Reihe, aus fünf Haaren bestehend, seitlich davon, nach den Kieferrändern zu, waren jederseits drei Reihen zu bemerken, während ESCHRICHT nur zwei angibt, und außerdem umstanden noch einige Haare die Nasenlöcher. Teils ragten die Haare direkt aus der Haut hervor, teils standen sie auf kleinen Hauterhebungen, den ersten Anlagen der späteren Knollen. Am Oberkiefer befinden sich jederseits etwa 20 Haaranlagen in vier Längsreihen geordnet, außerdem aber zeigt sich ganz vorn an der Spitze ein Feld von sehr vielen kleinen Haaranlagen."



Textfig. 1. Die Verteilung der Hautknollen am Vorderkopfe eines Embryos von Megaptera von 510 mm Länge.

Fasse ich die an den einzelnen Embryonen gemachten Beobachtungen zusammen, so geht daraus erstens eine nicht unbeträchtliche Variabilität in Anzahl und gegenseitiger Lagebeziehung der einzelnen Tuberkel hervor. Nicht selten ist auch eine deutliche Asymmetrie vorhanden. Zweitens lassen sich keine wesentlichen Unterschiede in bezug auf Anordnung und Zahl der Tuberkel bei

den 14 südlichen, den zwei pazifischen und den zwei atlantischen Embryonen feststellen, die ich untersucht habe. Auch wenn ich die von TRUE gemachten Angaben heranziehe, stimmen diese an Buckelwalen des westlichen und des östlichen nordatlantischen Ozeans gemachten Beobachtungen unter sich, wie mit den meinigen überein, und es ergibt sich daraus der Schluß, daß die atlantische Megaptera nodosa Bonn., die pazifische M. versabilis Cope und die südliche M. Lalandii Fisch. in der Anordnung und der Zahl der Hautknollen am Kopfe innerhalb gewisser Variabilitätsgrenzen übereinstimmen.

Aus der Entwicklungsgeschichte geht nun hervor, daß zuerst die seitlichen Anlagen am Oberkiefer auftreten. Diese müssen daher als die ältesten angesprochen werden, und damit stimmt überein, daß auch bei Zahnwalen sich embryonal die Haaranlagen in dieser Region des Kopfes finden. Etwas später erscheinen die Tuberkel der Mittellinie des Oberkiefers, an Zahl von vier bis acht schwankend und ungefähr gleichzeitig die des Unterkiefers, deren Zahl mit zunehmender Größe des Embryos ebenfalls zunimmt. Erst bei Embryonen von 145 mm direkter Länge an entwickelt sich das Feld von Knollen und Haaren an der Unterkiefersymphyse, und ungefähr gleichzeitig damit treten in der Medianen des Unterkiefers solche Hauttuberkel dicht nebeneinander auf, aus denen durch Verschmelzung jener merkwürdige Hautanhang am Unterkiefer entsteht, der auch beim erwachsenen Tiere vorhanden ist und ein charakteristisches Merkmal der Art bildet. Diese eigentümliche Hautbildung findet sich übrigens ebenfalls bei den Buckelwalen des atlantischen, pazifischen und des südlichen Ozeans in gleicher Ausbildung vor.

An den Embryonen bis zu Stadium XVI vermochte ich nicht das Vorhandensein von Haaren zwischen den Hautknollen zu bestätigen. Daß sie aber vorhanden sind, habe ich bereits 1893 bei einem größeren Embryo festgestellt und RAWITZ (1899) und JAPHA (1907) haben meine Angabe bestätigen können.

Da die Entwicklung der Haut von Megaptera, sowie der Haare und der Hautknollen Gegenstand einer besonderen Arbeit eines meiner Schüler werden soll, will ich hier, wo es sich nur um die Darstellung der Entwicklung äußerer Organe handelt, darauf nicht eingehen, und nur als Kuriosum möchte ich erwähnen, daß in einer kürzlich erschienenen Arbeit von LILLIE (1910, p. 774f.) über Anatomie und Biologie größerer Cetaceen, als letzte Arbeit über Haare bei Walen die 1865 erschienene Publikation von SARS

angeführt wird: „but further work requires to be done in order to determine wether they possess a tactile function or not". Eine solche souveräne Nichtbeachtung der Literatur ist eine erstaunliche Leistung! Die Arbeiten von Weber, Kükenthal, Rawitz, Japha usw. existieren also für diesen Autor nicht! Er schreibt weiter: „on looking through the Cetacean literature there appears to be no record of the occurence of hairs in adult Odontocetes". Danach scheint Lillie nichts von den Haaren an der Schnauze von Inia oder Lagenorhynchus gehört zu haben, und ebensowenig die einschlägigen Arbeiten von Braun, Japha und mir zu kennen.

h) Gaumen.

Über die Entwicklung des Gaumens werde ich eingehender erst später berichten und hier nur ein paar allgemeine Bemerkungen bringen. In neuester Zeit sind wertvolle Mitteilungen über den Gaumen der Bartenwale, darunter auch der Megaptera von L. Freund (1912) erschienen. Nach ihm ist die Gaumenfläche des Buckelwales viel kleiner als bei anderen Furchenwalen, und auch ihre Form weicht recht erheblich ab, indem sie ein langgestrecktes Oval darstellt. Die beiden Bartenfelder sind basal viel schmäler wie oben und lassen ein viel breiteres, von glatter Schleimhaut überzogenes Mittelfeld frei. Vorn sind sie durch eine schmale Brücke verbunden, während sie kaudal abgerundet enden und sich einander beim Übergang in den Rachen stark nähern.

In der Medianlinie findet sich, wie bei anderen Furchenwalen auch, ein Kiel mit wenig steilen Seitenflächen, der nicht besonders hoch ist und sich erst in der kaudalen Hälfte verschmälert. Zwei scharfe schmale Furchen ziehen durch etwa zwei Drittel der Gesamtlänge, die ungefähr ein Viertel der Breite vom Außenrand entfernt sind. Vor der schmalen, die beiden Bartenfelder verbindenden Brücke liegen zwei sichelförmige Gruben ohne Öffnungen für die Stensonschen Gänge. Bereits Eschricht (1849, p. 107 und 108) hat diese Bildungen gesehen und als Rudimente der Stensonschen Gänge gedeutet.

Von dieser Konfiguration weicht der Gaumen der Embryonen in mehrfacher Hinsicht ganz erheblich ab. und ich werde darauf später noch eingehend zurückkommen, hier will ich nur feststellen, daß bei keinem der 16 hier beschriebenen Embryonen ein medianer Kiel am Gaumen vorhanden ist. Erst bei einem größeren Embryo von 250 mm Kopflänge tritt dieser mediane Kiel auf, er ist danach also

als eine spätere Erwerbung anzusprechen. Auf die Rudimente Stensonscher Gänge werde ich erst auf Grund des Studiums von Schnittserien zurückkommen. Freund (1912, p. 11) hat die Resultate seiner Forschung mit den vorhandenen Literaturangaben zusammengefaßt und ein Gesamtbild von der Gaumenfläche der Bartenwale gegeben. Er vergleicht damit den Gaumen der Zahnwale und schließlich auch den der Landsäugetiere. Als Hauptresultat stellt er die große, in der Stammesgeschichte begründete Verschiedenheit zwischen Barten- und Zahnwalgaumen auf, und ferner auch die erheblichen Abweichungen gegenüber dem Gaumen der Landsäugetiere. Auch sucht er nachzuweisen, daß sich in der Ausbildung des Gaumens Art- und Gattungsunterschiede nachweisen lassen.

Besonders wichtig erscheint mir die Betonung der tiefgreifenden Verschiedenheiten des Gaumens der Zahn- und Bartenwale, die auch bereits embryonal obwaltet. Es ist dies eine weitere Bestätigung meiner Auffassung (1893, p. 244), daß Zahnwalembryonen und Bartenwalembryonen schon in den frühen Stadien ihrer Entwicklung dieselbe Kluft zeigen, welche die erwachsenen Zahn- und Bartenwale voneinander trennt.

i) Bauchfurchen.

Über die Entwicklung der Bauchfurchen von Megaptera kann ich mich kurz fassen, da sie noch bei keinem der mir vorliegenden 16 Stadien angelegt waren. Wie Eschricht (1849, p. 65) angibt, treten die Bauchfurchen erst bei Embryonen von etwa 34 Zoll Länge auf. Ich habe sie indessen bereits bei einem Embryo von 720 mm Länge gesehen. Jedenfalls erhellt daraus, daß diese embryonal so spät auftretenden Bildungen auch stammesgeschichtlich spätere Neuerwerbungen darstellen.

k) Die Entwicklung der Brustflossenform.

Über die frühe Entwicklung der Brustflosse der Bartenwale wissen wir fast nichts. Die vorliegende Serie von Megapteraembryonen vermag daher eine Lücke auszufüllen. Zunächst soll durch einen Vergleich festgestellt werden, in welchem Verhältnis zur Rückenlänge die Brustflosse bei den einzelnen Stadien wächst.

Stadium	Rückenlänge in mm	Länge der Brustflosse in mm	Verhältnis
I	47	6,5	1:7,2
II	58	7,5	1:7,7
III	62	7,5	1:8,2
IV	85	12	1:7,0
V	92	14	1:6,6
VI	126	20	1:6,3
VII	105	16	1:6,5
VIII	114	19	1:6
IX	114	19	1:6
X	148	25	1:5,9
XI	151	27	1:5,6
XII	210	35	1:6
XIII	270	55	1:5
XIV	280	50	1:5,6
XV	480	110	1:4,4
XVI	500	119	1:4,2

Aus der Vergleichung dieser Verhältniszahlen erhellt ohne weiteres, daß die Vorderextremität sehr viel schneller wächst als die über den Rücken gemessene Körperlänge. Dieses schnellere Wachstum hält auch über das Stadium XVI hinaus noch an, denn beim erwachsenen Tiere ist das Verhältnis im Durchschnitt etwa 1:3.

Wir haben daraus zu schließen, daß diese exzessive Größe der Brustflosse bei Megaptera erst relativ spät erworben worden ist. Individuelle Schwankungen finden sich sowohl bei erwachsenen Tieren wie bei Embryonen. Nun ist die Frage zu beantworten, ob das Wachstum der Vorderextremität in allen Teilen ein gleichmäßiges ist oder ob ein Teil sich stärker vergrößert als der andere. Das letztere ist der Fall, und zwar ist es die Hand, welche im Wachstum voraneilt. Ich bezeichne in diesem Falle als Handlänge die Entfernung der Flossenspitze zu der Gabelung der beiden mittleren Finger und rechne als proximalen Teil der freien Extremität Carpus, Unterarm und den freien Teil des Oberarmes. Es geschieht dies aus praktischen Gründen, weil der Punkt, in welchem die beiden Mittelfinger zusammentreffen, schon äußerlich leicht festzustellen ist. Es verhält sich dann bei den einzelnen Stadien der proximale Teil der Vorderextremität zur Handlänge bei den einzelnen Stadien folgendermaßen:

I	1:0,86	IX	1:1,3
II	1:0,875	X	1:1,27
III	1:0,87	XI	1:1,25
IV	1:1,2	XII	1:1,3
V	1:1	XIII	1:1,5
VI	1:1,2	XIV	1:1,6
VII	1:1,3	XV	1:1,6
VIII	1:1,1	XVI	1:1,7

Diese Zahlen genügen vollkommen, um festzustellen, daß in der zwischen Stadium I und XVI verlaufenden Entwicklungsperiode die Hand im Verhältnis zum proximalen Teile der Vorderextremität um etwa das Doppelte gewachsen ist. Das schnellere Wachstum der Vorderextremität beruht also auf einer schnelleren Vergrößerung der Fingerstrahlen. Mit dem Längenwachstum hält das Breitenwachstum nicht Schritt. Die größte Breite verhält sich zur Gesamtlänge der Brustflosse bei den einzelnen Stadien folgendermaßen:

I	1:2,24	IX	1:3,45
II	1:2,4	X	1:3,57
III	1:2,5	XI	1:3,75
IV	1:3	XII	1:3,3
V	1:3,5	XIII	1:3,3
VI	1:3,3	XIV	1:3,6
VII	1:3,3	XV	1:3,8
VIII	1:3,45	XVI	1:4,1

Der Vergleich dieser Zahlen zeigt ohne weiteres, daß das Breitenwachstum mit dem Längenwachstum nicht annähernd gleichen Schritt hält. Da beim erwachsenen Tier nach den in der Literatur vorhandenen Angaben (s. True 1904, p. 223) das Verhältnis von Breite und Länge ungefähr das gleiche ist wie in Stadium XVI, wächst also die Extremität ungefähr von diesem Stadium an in gleicher Proportion in die Breite wie in die Länge, während vorher das Längenwachstum viel schneller war.

Jedenfalls erhellt daraus, daß die exzessive Länge der Buckelwalflosse eine spätere Erwerbung ist, und daß sie in frühen embryonalen Stadien relativ fast doppelt so breit ist als im erwachsenen.

In den jüngsten Stadien zeigt die Vorderextremität deutliche Anklänge an die Vorderextremität landlebender Säugetiere. So ist die Flossenhaut, welche beim erwachsenen Tiere die Fingerstrahlen völlig einhüllt, bei den kleinsten Embryonen in geringerem Maße ausgebildet, und es ragen die Fingerstrahlen an ihren Enden

frei aus der Hand heraus. Wir haben also in diesem Stadium eine Vorderextremität vor uns, deren einzelne Fingerglieder durch eine Schwimmhaut verbunden, aber nicht von ihr umhüllt sind, und wir können nur annehmen, daß auch phylogenetisch die Brustflosse der Bartenwale dieses Stadium durchlaufen hat. Fig. 3 zeigt uns die etwa sechsmal vergrößerte Vorderextremität des Stadium I. Wir sehen zwischen allen vier Fingern Einkerbungen der Schwimmhaut, am tiefsten zwischen zweitem und drittem, sowie drittem und viertem Finger. Der dritte Finger ist an seinem distalen Ende stark nach dem zweiten zu gebogen. Am zweiten und ebenso am dritten Finger ist dessen oberster Teil kegelförmig abgesetzt, und es wird der Eindruck von Nagelanlagen hervorgerufen. Die größte Breite liegt etwa in der Mitte der Hand, die stark abgeflacht erscheint, während der proximale Teil bedeutend schmäler und weniger abgeflacht, mehr rundlich ist.

Im Stadium II (s. Fig. 8) ist die Trennung des vierten Fingers von der übrigen Hand sehr deutlich, dagegen liegt zwischen zweitem und drittem Finger nur eine flache Einsenkung. Auch ist der zweite Finger der längste. Auch bei diesem Embryo liegt die größte Breite der Vorderextremität in der Mitte der Hand. Der Unterarm ist sehr deutlich von der Hand geschieden, von mehr rundlichem Querschnitt, und die Hand ist gegen ihn in stumpfem kaudal- und ventralwärts gerichtetem Winkel gelegen. Wie bei den vorhergehenden Embryonen, so ist auch in Stadium III die Umhüllung der Finger durch die Flossenhaut noch nicht abgeschlossen, insbesondere findet sich zwischen den beiden mittleren Fingern noch eine schwache Einsenkung. Der proximale Teil der Vorderextremität wird breiter, nach oben ist der größte Breitendurchmesser in der Mitte der Hand gelegen. Auch dieses Stadium zeigt wie die beiden vorhergehenden eine nahezu senkrecht zur Rumpffläche gerichtete Insertion der Vorderextremität, nur ist die Biegung der Hand zum Unterarm weniger kaudalwärts als ventral gerichtet. In Stadium IV ist die Umhüllung weit vollständiger, dennoch ist der erste Finger noch deutlich von den anderen abgehoben, und zwischen den beiden mittleren findet sich eine flache Kerbe. Die größte Breite liegt nicht mehr in der Handmitte, sondern am distalen Ende des stark verbreiterten Unterarmes. Leichte weißliche Verdickungen an den Enden der Finger könnten als Nagelrudimente aufgefaßt werden. Die hauptsächlichsten Veränderungen in der Gestalt der Vorderextremität, die in den nächsten Stadien auftreten, betreffen die allmähliche Richtungsänderung der gesamten Flosse, die immer

mehr nach der kaudalen Seite zu erfolgt, sowie die allmählich vollständig werdende Umhüllung der Fingerstrahlen. Auch treten schon von Stadium VI an an der radialen Seite wellige Einbuchtungen auf, die der Form der sanduhrförmig gestalteten Phalangen entsprechen. Während der radiale Rand ziemlich dick ist, verschmälert sich der ulnare blattförmig.

In Stadium X tritt zum ersten Male eine deutliche Abbiegung des distalen Endes der Brustflosse in kaudaler Richtung auf, und gleichzeitig sieht man auch an dem ulnaren Rande des distalen Endes wellenförmige Einbuchtungen und Vorsprünge auftreten. Immer mehr tritt die Flossennatur der Vorderextremität hervor; ein äußerer Unterschied zwischen Unterarm und Hand ist nicht mehr wahrnehmbar und letztere ist die direkte Fortsetzung des proximalen Flossenteiles. Die größten Stadien zeigen bereits eine Flossengestalt, die von der des erwachsenen Tieres kaum mehr abweicht.

So hat uns die Entwicklungsgeschichte ergeben, daß die Vorderextremität von Megaptera ihre Flossennatur erst allmählich erhalten und ein Stadium durchlaufen hat, in welchem die einzelnen Finger an ihren Enden noch deutlich getrennt und nur durch eine dazwischen ausgespannte Schwimmhaut verbunden waren. Ob Anlagen von Nägeln an den Fingerenden vorkommen, ist auf Grund der äußeren Betrachtung allein nicht zu entscheiden, obwohl einiges dafür spricht. Hier werden erst Schnittserien Klarheit verschaffen.

l) Äußere Anlagen der Hinterextremitäten.

Über die äußeren Anlagen von Hinterextremitäten bei Bartenwalen wissen wir bis jetzt noch nichts, abgesehen von der kurzen Bemerkung, die ich auf dem internationalen Kongreß in Graz an dem von Prof. Appelöf vorgezeigten Embryo von Balaenoptera acuto-rostrata gemacht habe. Nur bei Delphinen sind sie bis jetzt abgebildet und beschrieben worden. Es dürfte daher von besonderem Interesse sein, zu hören, daß es mir an den drei jüngsten mir vorliegenden Stadien gelungen ist, die äußeren Anlagen von Hinterextremitäten bei Bartenwalembryonen sowie ihre allmähliche Rückbildung festzustellen. Im Stadium I sind diese Anlagen am größten. Wie Fig. 4 zeigt, liegen sie zu beiden Seiten des Genitalhöckers als zwei konische

Erhebungen, die kaudalwärts gerichtet sind. Die Länge jeder Anlage beträgt 1,2 mm, ihre Breite an der Basis 0,9 mm. Sie sind in lateraler Richtung deutlich abgeplattet. In Stadium II sind die Anlagen der Hinterextremitäten zwar noch deutlich, aber doch schon erheblich kleiner als in Stadium I. Es sind zwei konisch abgerundete papillenähnliche Körper von 0,8 mm Länge, die ebenfalls in lateraler Richtung abgeplattet sind, und von denen der der rechten Seite mehr kaudalwärts gerichtet ist, während der der linken Seite nahezu senkrecht auf seiner Basis steht. Im Stadium III sind nur noch Spuren der äußeren Hinterextremitäten vorhanden, und zwar ist es je eine kleine, im Verstreichen begriffene Papille zur Seite des Genitalhöckers (s. Fig. 10).

Wir haben also bei den drei jüngsten Embryonen das Auftreten und allmähliche Verschwinden äußerer Hinterextremitäten feststellen können und gehen nun zu einer Vergleichung mit den entsprechenden Anlagen bei den Zahnwalen über.

Die erste Abbildung von Rudimenten äußerer Hinterextremitäten bei Zahnwalen findet sich in dem 1893 erschienenen zweiten Teile meiner Walstudien (Taf. XIV, Fig. 2 und 5). Es sind hier zwei etwas deutlichere und daneben zwei ganz schwache Erhebungen jederseits des Genitalhöckers eines Embryos von Phocaena communis von 25 mm direkter Länge. Diesen Anlagen habe ich seinerzeit die Deutung als „Mammarorgananlagen" gegeben, die auf der Entwicklungsstufe der „hügelförmigen Anlagen" stehen, während ich die letzten Rudimente äußerer Hintergliedmaßen in zwei benachbarten flachen Hügeln fand, die „auf der Höhe zwischen Nabel und Geschlechtsorgan den Seitenwänden des Körpers aufsitzen und besonders nach hinten zu durch eine Furche vom übrigen Rumpf scharf abgesetzt sind". Zu dieser Auffassung kam ich, weil ich mir nicht denken konnte, daß die in der Mehrzahl vorhandenen kleinen Papillen zu beiden Seiten des Geschlechtshöckers etwas mit den Hinterextremitäten zu tun haben könnten.

Nun veröffentlichte G. A. Guldberg (1894) einen kleinen Aufsatz „Über temporäre äußere Hinterflossen bei Delphinembryonen" (Anat. Anz., Suppl.-Bd. IX, p. 92f.), in welchem er an der Hand eines wesentlich reicheren embryologischen Materials, als es mir zur Verfügung stand, sehr deutliche Anlagen von Hinterextremitäten bei sehr kleinen Zahnwalembryonen nachwies, die aber eine etwas andere Lage hatten als die von mir als Hinterextremitätenanlagen gedeuteten flachen Hügel. An Guldbergs Materiale zeigte es sich, daß das proximale Ende dieser Anlagen

mit dem kranialen Rande des Genitalhöckers auf gleicher Höhe liegt. Genauere Angaben mit Abbildungen brachte die im gleichen Jahre erschienene größere Arbeit GULDBERGS und NANSENS über die Entwicklung des Delphins (1904). Rudimentäre Hinterextremitäten wurden bei kleinen Embryonen von Lagenorhynchus acutus und Phocaena communis beschrieben und abgebildet. Während sie bei den kleinsten Stadien als relativ ansehnliche konische Erhebungen auftraten, wiesen sie bei etwas größeren eine schnelle Reduktion auf und zeigten sogar einen Zerfall in zwei an der Basis zusammenhängende Tuberkel. Es waren dies die gleichen Gebilde, die ich bereits als Mammarorgananlagen in Anspruch genommen hatte, so daß also die Differenz der beiden Anschauungen schließlich im wesentlichen in der verschiedenen Deutung bestand. Noch im Jahre 1895 (Anat. Anz., Bd. X, p. 534) beharrte ich auf meiner Ansicht, da ich mich nicht entschließen konnte, eine solche sekundäre Spaltung des einheitlich angelegten Gliedmaßenhöckers in jene doppelten Hügel anzunehmen. Als aber im Jahre 1899 eine weitere Arbeit GULDBERGS „Neue Untersuchungen über die Rudimente von Hinterflossen und die Milchdrüsenanlage bei jungen Delphinembryonen" erschien, wurde ich durch die darin niedergelegten Tatsachen und Argumente zu GULDBERGS Anschauungen bekehrt und nehme nunmehr mit ihm an, daß wenigstens die beiden äußeren von mir als Milchhügel aufgefaßten Prominenzen die letzten Reste der äußeren Anlagen von Hintergliedmaßen sind, denn daß die von mir auf Taf. XIV, Fig. 2, 3 und 5 abgebildeten angeblichen Mammaranlagen mit den von GULDBERG auf seiner Taf. IV, Fig. 13, 14, 16 und 20 gezeichneten Resten von Hintergliedmaßen identisch sind, kann nicht bezweifelt werden. Ob die neben den zwei äußeren Tuberkeln liegenden beiden inneren flachen Erhebungen (s. Taf. XIV, Fig. 5) ebenfalls zu den rudimentär werdenden Anlagen der Hinterextremität gehören oder vielleicht die ersten Anlagen der „Milchhügel" darstellen, kann ich nicht mehr entscheiden, da ich durch das Objekt, das ich nicht mehr besitze, keine Schnittserie legen durfte. Wie schwer diese Frage zu entscheiden ist, geht daraus hervor, daß GULDBERG selbst bei Besprechung dieser Anlagen bei einem 18 mm großen Embryo von Phocaena communis schreibt: „On first noticing this, I was inclined to take it to be the first commencement of mammae, though I could not affirm it with certainty until I could convince myself by serial sections through that region, of the actual conditions." Nach GULDBERG erscheinen die Mammaranlagen erst

etwas später aber nahezu an der gleichen Stelle, und nur etwas ventralwärts davon.

Vergleichen wir nunmehr diese Anlage bei Zahn- und bei Bartenwalen, so fällt zunächst ihre fast völlige Gleichheit in der äußeren Form, wie in ihrer Lage auf. Guldbergs Abbildungen vom Jahre 1894 sind freilich nicht besonders gelungen, vor allem scheinen sie nicht ganz exakt zu sein, wie ich bereits auf p. 37 dargetan habe, dagegen ist die Fig. 1, welche er in seiner Arbeit vom Jahre 1899 von einem 7 mm in der Nacken-Steißlänge messenden Embryo von Phocaena communis gegeben hat, sehr gut. Sehr angenehm war es mir aber doch, daß ich imstande war, mich an einem Embryo von Phocaena Dalli True von 11 mm direkter Länge, den ich der Freundlichkeit von Herrn Kollegen Doflein verdanke, durch eigene Beobachtung von der Gestalt und Lage dieser Anlagen zu überzeugen. Ich habe diesen Embryo, auf den ich später noch zurückkommen werde, nach Photographien zeichnen und auf Taf. III, Fig. 24, 25 und 26 abbilden lassen. Wie sich deutlich aus den Abbildungen ergibt, ist die Hinterextremität eine an der Basis schmälere, oben etwas verbreiterte Papille, die aber nicht abgerundet, sondern etwas zugespitzt endigt. Auch ist die Papille im Querschnitt nicht kreisrund, sondern schwach vierkantig. Bei den Bartenwalen fand ich den Hintergliedmaßenhöcker relativ etwas größer, lateral abgeplattet und mit breiter Basis der Unterlage aufsitzend. Auch war er im kleinsten Stadium sehr stark kaudalwärts gerichtet, was bei den Zahnwalembryonen in keinem Falle zu konstatieren ist.

Schließlich ist noch darauf aufmerksam zu machen, daß sich die Anlage der äußeren Hinterextremität bei Bartenwalen noch bei größeren Embryonen findet als bei Zahnwalen. Bei letzteren zeigt sich die Anlage bei einem Embryo von 11 mm (Kükenthal) direkter Länge sehr wohl ausgebildet, bei den Bartenwalen bei einem Embryo von 28 mm direkter Länge (Stadium I). Die letzten Andeutungen äußerer Hinterextremitäten finden wir bei Zahnwalembryonen von ca. 26 mm Länge, bei Bartenwalembryonen noch im Stadium III von 30 mm direkter Länge. Es geht daraus hervor, daß die äußeren Hintergliedmaßen bei Bartenwalen noch etwas später ausgebildet sind und etwas später verschwinden als bei Zahnwalen, und man kann daraus schließen, daß sie bei Zahnwalen schon länger funktionslos sind als bei Bartenwalen. Die bei Zahnwalen beobachtete Zerlegung der verschwindenden Hinterextremität in zwei Tuberkel konnte bei Bartenwalen nicht beobachtet werden.

m) Rückenflosse.

Über die Entwicklung der Rückenflosse bei Bartenwalen ist fast nichts bekannt. Im Jahre 1893 (p. 266) schrieb ich: „So haben wir also in der Rückenflosse der Wale ein Organ vor uns, welches, von untergeordneter physiologischer Bedeutung, zur Beibehaltung der Körperlage beim Schwimmen dient, und bei einer Anzahl von Arten durch die Herausbildung anderer Organisationseigentümlichkeiten in seiner Funktion ersetzt und rudimentär werden kann.“ Auch bei Megaptera ist die Rückenflosse nur schwach entwickelt. True (1904, p. 226) hat die in der Literatur vorhandenen Beschreibungen der Rückenflosse von Megaptera zusammengestellt und kommt zu dem Schlusse, daß zwar die Höhe ungefähr die gleiche ist, nämlich 1,9—2,5 % der gesamten Körperlänge, daß aber die Lage, d. h. die relative Entfernung vom Kopfe stark variiert, ebenso die Form, die im großen und ganzen sichelförmig ist, mit konkavem hinterem Rande. Andrews (1909) bestätigt diese Angaben, und auch er hält die Rückenflosse bei Megaptera für sehr variabel, von schmaler, sichelförmiger Gestalt bis zu einer niedrigen abgerundeten Erhebung. Vergleichen wir nunmehr die embryonalen Stadien miteinander, so haben wir zunächst festzustellen, daß die Rückenflosse erst relativ spät auftritt. Sie hat aber einen Vorläufer in einem dorsalen Hautkamm, der in der Medianlinie der kaudalen hinteren Körperhälfte entlang läuft. Die ersten Andeutungen dieses dorsalen Kieles werden in Stadium IV sichtbar. Deutlicher ausgeprägt erscheint er erst im Stadium VI, wo er als scharfe Erhebung bis zum Ende des Schwanzes verläuft. Aber erst in Stadium IX wird ungefähr im Beginn des hinteren Körperdrittels eine schwache Erhöhung dieses Kieles sichtbar, die man als erste Anlage der Rückenflosse auffassen kann. In den darauffolgenden Stadien wird diese Erhebung immer deutlicher, aber selbst auf dem größten mir vorliegenden ist die Rückenflosse nur eine schwache Erhebung (s. Taf. III, Fig. 23). Es geht daraus hervor, daß die Rückenflosse ihre definitive Form erst relativ spät erhält. Sie ist also ein Organ, welches phylogenetisch erst spät erworben wurde und aus einem dorsalen Hautkiele hervorgegangen ist, welcher aber keine besonders wichtige Funktion zu vollführen hat. Das zeigt auch schon die große Variabilität in Form und Lage. Dagegen ist es von Interesse zu sehen, daß die Rückenflosse sich auch bei den Bartenwalen aus einem kontinuierlichen dorsalen Hautsaum heraus differenziert hat, denn das gleiche habe ich (1893, p. 265) seinerzeit von der Entwicklung der Rückenflosse

bei Zahnwalen berichtet. Es herrscht also in beiden Ordnungen in der Ausbildung dieses phylogenetisch spät auftretenden Organes eine völlige Übereinstimmung. Der dorsale Hautsaum bleibt hinter der Rückenflosse bestehen und wird zum dorsalen Kiel der Schwanzregion.

n) Analflosse.

Im Jahre 1906 machte J. Graham Kerr auf eine eigentümliche flossenähnliche Bildung aufmerksam, die er bei einem 190 mm langen Embryo von Megaptera hinter dem After gelegen auffand und die er als „Analflosse" bezeichnete. Er wies darauf hin, daß bereits Sars von einem Embryo dieser Art diese Analflosse abgebildet habe, während ihre Existenz von Beddard (1900) geleugnet wurde. In der Abhandlung von Sars (1880, p. 18) finde ich auch im Texte der Analflosse des Embryos Erwähnung getan: „Die Andeutung eines Kieles findet sich sowohl oben wie unten und der untere Kiel beginnt ein Stück hinter der Analöffnung mit einer konvexen Erhebung." Sars bildet aber die Analflosse auch beim erwachsenen Tiere ab und erwähnt (p. 14) ausdrücklich, daß der ventrale Kiel des Schwanzes mit einer buckelförmigen Erhöhung beginnt. Beddards Bemerkung (1900, p. 13) „but the existence of a second (dorsal fin) and of a fish-like anal fin seems to be purely mythical" ist danach sicherlich nicht berechtigt. True (1904, Taf. XL, Fig. 1) gibt von einer erwachsenen Megaptera eine photographische Abbildung, auf der die „Analflosse" deutlich zu sehen ist. Zu meinen eigenen Untersuchungen übergehend, habe ich festzustellen, daß von einer gewissen Größe der Embryonen an die Analflosse ganz konstant auftritt, und zwar differenziert sie sich aus einem ventralen Hautkiel heraus, der sich von der Analöffnung bis zur Schwanzspitze hinzieht. Schon im Stadium VI tritt die Analflosse in die Erscheinung, also ungefähr zur gleichen Zeit wie die Rückenflosse. Ein Vergleich der Anlage der letzteren mit der der Analflosse führt zu dem Resultate, daß beide in ganz gleicher Weise aus sagittalen Hautfalten entstehen, von denen die eine zum dorsalen, die andere zum ventralen Kiele der Schwanzregion wird. Wie man also von einer „Rückenflosse" spricht, so kann man mit ganz dem gleichen Rechte von einer „Analflosse" reden. Den kleinsten Embryonen fehlen diese Hautfalten noch völlig, so daß sie sich als spätere Erwerbungen darstellen. Bei dieser Gelegenheit möchte ich bemerken, daß die kielartigen Erhebungen

in der dorsalen und ventralen Medianlinie durchaus nicht nur auf die Schwanzregion beschränkt sind. So konnte ich bei den mir vorliegenden größten Megapteraembryonen in der Medianlinie des Unterkiefers einen sehr deutlichen Längskiel wahrnehmen, der sich vorn, ganz ähnlich wie das bei Rückenflosse und Analflosse der Fall ist, zu einem höheren Gebilde erhebt, dem „Kinnkamm", wie ich es nennen will. Ob auch bei erwachsenen Buckelwalen dieser Längskiel vorhanden ist, entzieht sich meiner Kenntnis, dagegen ist sicher der „Kinnkamm" vorhanden. Ferner ist aber auch auf der Dorsalseite des Vorderkopfes ein medianer Längskiel vorhanden, der sich von der Oberkieferspitze bis vor die Nasenlöcher hinzieht und fünf bis acht Hautknollen trägt. Diese kielartigen Bildungen des Kopfes sind bis jetzt wenig beachtet worden. Sie kommen auch bei anderen Balaenopteriden vor und auch bei gewissen Zahnwalembryonen habe ich Andeutungen ähnlicher Bildungen gesehen.

o) Der Schwanz und die Schwanzflosse.

Um zu einem zahlenmäßig belegbaren Resultate in bezug auf das Wachstum der Schwanzlänge zu kommen, habe ich die Schwanzlänge, vom After an gemessen, mit der Rückenlänge vom Nacken bis zur Schwanzspitze verglichen und kann folgende Tabelle aufstellen:

Stadium	Geschlecht	Nacken-Schwanzspitze in mm	Schwanzlänge in mm	Verhältnis
I	–	29	7	1:4,2
II	–	36	7,8	1:4,6
III	–	34	7	1:4,8
IV	–	48	10	1:4,8
V	♀	55	14	1:4
VI	♂	88	20	1:4,4
VII	♀	70	20	1:3,5
VIII	♀	70	22	1:3,2
IX	♀	68	22	1:3,1
X	♀	94	30	1:3,1
XI	♂	97	28	1:3,4
XII	♀	127	40	1:3,2
XIII	♀	205	69	1:2,9
XIV	♀	195	62	1:3
XV	♂	340	100	1:3,4
XVI	♀	360	122	1:2,9

Aus diesen Verhältniszahlen geht hervor, daß die Länge des Schwanzes von dem Stadium VII an relativ recht erheblich zunimmt, daß also die kleinsten Bartenwalembryonen einen relativ kürzeren Schwanz haben als die größeren. Der einzige Schluß, welcher daraus zu ziehen ist, ist der, daß die Bartenwale von landlebenden Formen abstammen mit einer relativ geringeren Schwanzlänge. Ganz abgesehen von einer gewissen Variabilität, die z. T. sicherlich auch auf die Schwierigkeit zurückzuführen ist, ganz exakte Messungen auszuführen, ist bei drei Embryonen die relative Schwanzlänge ziemlich abweichend von den ihnen benachbarten. Das sind die drei Embryonen des Stadiums VI, XI und XV. Diese drei sind aber die einzigen männlichen Geschlechts. Es ist also danach der Schwanz bei Embryonen männlichen Geschlechts relativ etwas kürzer als bei denen weiblichen Geschlechts. Ob und inwieweit diese Differenz auch bei erwachsenen Tieren vorhanden ist, konnte ich aus der vorhandenen Literatur nicht feststellen, doch ist es mir sehr wahrscheinlich, daß wir hier in der verschiedenen Schwanzlänge einen Geschlechtsdimorphismus vor uns haben, auf den man bis jetzt nicht geachtet zu haben scheint.

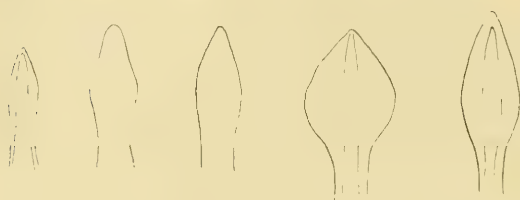
Vergleichen wir die beiden Bartenwalen gefundenen Tatsachen mit den bei Zahnwalen, so ergibt sich folgendes. Guldberg und Nansen (1894, p. 22) schreiben, daß die relativ enorme Länge des Schwanzes ein charakteristisches Merkmal ganz kleiner Walembryonen sei, was bei stammesgeschichtlichen Untersuchungen berücksichtigt werden müsse. Eine Bestätigung dieser nur für Zahnwale geltenden Behauptung liefert die Betrachtung der Abbildungen der zahlreichen kleinen Zahnwalembryonen in diesem Werke. Besonders verweise ich auf die Abbildung eines 7 mm in der Nacken-Steißlänge messenden Embryos von Phocaena communis mit seinem enorm langen Schwanze sowie auf die in der vorliegenden Abhandlung veröffentlichten Abbildungen eines Embryos von Phocaena Dalli von 11 mm direkter Länge (s. Taf. III, Fig. 24—26). Vergleicht man damit die Abbildungen größerer Embryonen, so sieht man eine erhebliche relative Verkürzung des Schwanzes eintreten. Es ergibt sich daraus der Schluß, daß die Zahnwale von Vorfahren mit einem relativ bedeutend längeren Schwanze abstammen.

Es ist also bei Zahnwalen gerade umgekehrt wie bei Bartenwalen, wo wir sehen, daß beim kleinsten Embryo der Schwanz relativ am kürzesten war. Die Landvorfahren der Barten-

wale haben sich demnach von denen der Zahnwale dadurch unterschieden, daß sie einen erheblich kürzeren Schwanz besaßen. Ich gebe allerdings zu, daß dieser Schluß noch weiterer Fundierung bedarf, indem erst noch bei anderen ebenso kleinen und noch kleineren Bartenwalembryonen Messungen dieser Art ausgeführt werden müssen. Wenn diese Differenz zwischen Bartenwalen und Zahnwalen durch weitere Beobachtungen bestätigt wird, erhalten wir ein weiteres schwerwiegendes Argument für die von mir nach wie vor verfochtene Ansicht von dem diphyletischen Ursprunge der beiden Ordnungen der Wale.

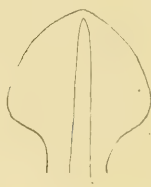
Nachdem die eigenartigen Wachstumsvorgänge des Schwanzes, die bei Bartenwalen und bei Zahnwalen so verschieden sind, dargelegt worden sind, soll nunmehr seine äußere Gestalt und deren Entwicklung erörtert werden, zugleich mit der Entwicklung der Schwanzflosse. Im Stadium I ist der Schwanz anscheinend noch ohne jede Anlage von Schwanzflosse. Er erscheint dorsoventral etwas abgeflacht und vor seinem distalen Ende kaum merklich verbreitert. Weder ein dorsaler noch ein ventraler Kiel ist vorhanden. Dagegen sind zwei deutliche laterale Hautfalten sichtbar, die in der gesamten Länge des Schwanzes entlang ziehen, von der Höhe des Genitalhöckers an bis zur Schwanzspitze (siehe Taf. I, Fig. 4). Bereits auf dem nächstfolgenden Stadium sind diese beiden lateralen Hautfalten fast völlig verschwunden, dafür tritt aber an dem distalen Abschnitt des Schwanzes, etwas ventralwärts von den Hautfalten jederseits eine breite, noch sehr flache Erhebung auf, als die erste Anlage der beiden Schwanzflossenflügel. Es entstehen also die Schwanzflossenflügel als ziemlich scharf abgegrenzte Erhebungen am distalen Schwanzende, während vorher zwei durchlaufende laterale Leisten vorhanden waren. Auch auf diesem Stadium ist der Schwanz dorsoventral abgeflacht, und zwar stärker auf der ventralen als auf der dorsalen Seite. In Stadium III werden die Anlagen der Schwanzflossenflügel etwas deutlicher, und noch mehr ist das in Stadium IV der Fall. Eine dorsoventrale Abflachung ist stets vorhanden. In Stadium V ändert sich die Form des Schwanzes etwas, indem die Abflachung nur auf den distalen Teil beschränkt bleibt, in welchem die beiden Schwanzflossenflügel deutlich hervorspringen, während der proximale Teil seitlich komprimiert erscheint. Sehr viel deutlicher ist das auf Stadium VI, wo ein dorsaler und ein ventraler Kiel in der Schwanzregion aufgetreten sind. Die beiden

Schwanzflossenflügel sind deutlich entwickelt. Die größte Breite der Schwanzflosse liegt auf der Höhe der Mitte der Insertion, und in den beiden nächstfolgenden Stadien rückt sie sogar etwas kranialwärts von der Mitte. Noch mehr ist das der Fall in Stadium XI, wo die Schwanzflosse fast spatenförmig erscheint. Auf Stadium XII sind die beiden Flügel schon recht ansehnlich verbreitert, ihre abgerundeten Enden liegen aber nunmehr entschieden kaudalwärts von der Mitte der Insertion, noch mehr ist das der Fall in den darauffolgenden Stadien XIII und XIV.



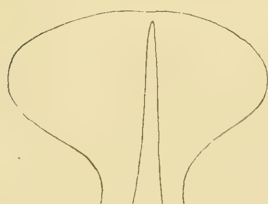






Textfig. 2. Die Entwicklung der Schwanzflosse von Megaptera, von Stadium III bis Stadium X.

Der Vorderrand der beiden Flügel erscheint dick und abgerundet, der Hinterrand dagegen ist zugeschärft und leicht gekräuselt. Die Flügelenden werden spitzer und ihr Hinterrand bildet annähernd eine gestreckte Linie. Auf den beiden folgenden Stadien geht die Entwicklung in dieser Richtung weiter. Der Hinterrand der beiden Flügel bildet eine gerade Linie, die mit zahlreichen Kerben versehen ist. Die Flügelenden sind zugespitzt, während der Vorderrand dick und abgerundet ist. Vom erwachsenen Tiere berichtet True, daß die Schwanzflosse einen dicken, konvexen Vorderrand und einen dünnen eingebogenen Hinterrand besitzt, der mit zahlreichen fingerartigen Fortsätzen und tiefen Einkerbungen dazwischen versehen ist. Die Flügelenden sind zurückgebogen. Da die tiefen Einkerbungen ganz regelmäßig schon



Textfig. 3. Die Schwanzflosse von Stadium XI. Vergr. $1^1/_2$.

bei Embryonen erscheinen, sind sie als konstantes Vorkommen zu betrachten.

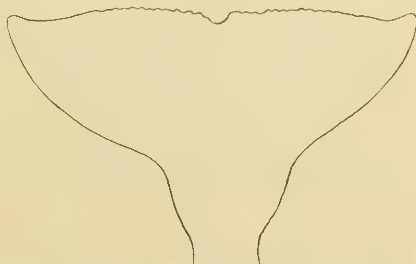


Textfig. 4. Die Schwanzflosse von Stadium XIII und XIV (nat. Gr.).

Über das Wachstum der Schwanzflosse orientiert folgende Tabelle, in welcher in der dritten Rubrik ihre Gesamtbreite auf die Rückenlänge bezogen ist.

Stadium	Rückenlänge in mm	Breite der Schwanzflosse in mm	Verhältnis zur Rückenlänge
V	92	3	30,6
VI	26	9	14
VII	105	4,8	24
VIII	114	6	19
IX	114	7	16,3
X	148	10	14,8
XI	151	13	11,6
XII	210	22	9,5
XIII	270	40	6,7
XIV	280	37	7,6
XV	480	95	5
XVI	500	105	4,8

Aus dieser Tabelle ergibt sich zunächst mit voller Sicherheit das enorme Wachstum der Schwanzflosse von Stadium V an. Während zwischen Stadium V und Stadium XVI die Rückenlänge um etwa das Fünffache zunimmt, gewinnt die Schwanzflosse um etwa das 35fache an Breite. Das schnellste Wachstum der Schwanzflosse findet zwischen Stadium V und Stadium VI statt.



Textfig. 5. Die Schwanzflosse von Stadium XVI ($^1/_2$ nat. Gr.)

Beim erwachsenen Tiere ist das Verhältnis der Schwanzflossenbreite zur Gesamtlänge im Durchschnitt etwa 1:3, so daß also von Stadium XV an gerechnet die Schwanzflosse relativ noch immer schneller wächst, als es dem Längenwachstum bei Embryos entspricht. Aus diesen Angaben ergibt sich folgendes Resultat. Der Schwanz ist bei Megaptera ursprünglich dorsoventral komprimiert, und zwar ventral in stärkerem Maße als dorsal. Von einem gewissen Stadium ab, gleichzeitig mit der Ausbildung des dorsalen und des ventralen Schwanzkieles erscheint zunächst nur der proximale Teil des Schwanzes, später der gesamte Schwanz lateral komprimiert. Der Anlage der Schwanzflossenflügel geht auf dem kleinsten und in Spuren im darauffolgenden Stadium die Anlage zweier lateraler Hautfalten voran, die in der ganzen Länge des Schwanzes vorhanden sind. Die Schwanzflossenflügel entstehen aus zwei distal gelegenen, scharf umgrenzten lateralen Wülsten, die etwas ventralwärts von den Hautfalten gelegen sind, und zwar entwickeln sich die beiden Flügel zuerst außerordentlich rasch in die Breite, dann etwas langsamer aber relativ immer noch schneller als das Längenwachstum des Embryos ausmacht. So sind sie beim erwachsenen Tiere im Verhältnis zusammen 10 mal so breit wie beim Embryo von 92 mm Rückenlänge. Die größte Breite liegt anfänglich in der Breite der Insertionsmitte, später sogar etwas mehr kranialwärts, dann aber sehr schnell kaudalwärts rückend. Die hinteren Ränder der Schwanzflossenflügel bilden bald eine gerade Linie, die sich beim erwachsenen Tiere in eine halbmondförmige eingekrümmte verwandelt. Auch treten die tiefen Einkerbungen am Hinterrande embryonal schon frühzeitig auf. Wir können daraus folgendes schließen: die Schwanzflosse der Bartenwale ist eine relativ späte Erwerbung. Ihr vorausgegangen ist ein Stadium mit lateraler Verbreiterung des gesamten Schwanzes. Das außerordentlich schnelle Wachstum der Schwanzflosse, nachdem sie einmal angelegt ist, läßt sich dahin deuten, daß auch phylogenetisch dieses für die Fortbewegung so wichtige Organ nach seinem ersten Erscheinen sich sehr schnell entwickelt hat, daß also die Übergangszeit von der Lokomotion durch die Brustflossen zur Fortbewegung durch die Schwanzflosse stark abgekürzt worden ist.

Vergleichen wir die Entwicklung des Schwanzes und der Schwanzflosse bei Bartenwalen mit der bei Zahnwalen, so ist zunächst daran zu erinnern, daß bei kleinen Zahnwalembryonen der

Schwanz relativ sehr viel länger ist als bei kleinen Bartenwalembryonen. Über den Schwanz bei Zahnwalen schrieb ich (1893, p. 202), daß er schon bei ganz kleinen Embryonen von ansehnlicher Länge und von rundlichem Querschnitt ist. In seiner hinteren Hälfte verbreitert er sich etwas durch zwei laterale Hautfalten, die sich fast durch den ganzen Schwanzteil verfolgen lassen. Die beiden Schwanzflossenflügel entstehen lateral am distalen Ende des Schwanzes. Für die Weiterentwicklung der Schwanzflosse verweise ich auf die damals beigegebenen Abbildungen, und es ist nur noch festzustellen, daß die Schwanzflosse bei Zahnwalembryonen etwas früher die fertige Form erreicht als bei Bartenwalembryonen.

Diese an immerhin spärlichem Material erzielten Resultate sind teilweise bestätigt und erweitert worden durch GULDBERGS schöne Arbeit über die Entwicklung des Delphins. Auch GULDBERG macht auf die relativ große Länge des Schwanzes bei kleinen Zahnwalembryonen aufmerksam. Er vermag aber meine Angabe, daß zuerst die lateralen Hautfalten fast die ganze Länge des Schwanzes hindurch auftreten, nicht zu bestätigen, vielmehr sieht er nur die ersten Anlagen der Schwanzflossenflügel als zwei kleine seitliche Anschwellungen am distalen Schwanzende. Während in dem kleinsten Stadium der Schwanz drehrund ist, erscheint er später seitlich komprimiert, und es treten, immer deutlicher ausgeprägt, ein dorsaler und ein ventraler Kiel auf, und der Hinterrand der Schwanzflosse wird mehr und mehr halbmondförmig gestaltet. Der kleinste Embryo von Phocaena communis, den GULDBERG zur Verfügung hatte, von etwa 14 mm direkter Körperlänge, weist einen langen, walzenförmigen, konisch zulaufenden Schwanz auf, ohne Spur von Schwanzflossenflügeln, während er in dem nächstgrößeren Stadium in dorsoventraler Richtung einen größeren Durchmesser erhält als in lateraler.

Fassen wir die Befunde an kleinen Zahnwalembryonen zusammen, so ist der sehr lange Schwanz drehrund und plattet sich etwas später von beiden Seiten her ab. Bei kleinen Bartenwalembryonen dagegen ist der Schwanz relativ viel kürzer und dorsoventral abgeplattet. Die Schwanzflossenflügel erscheinen als zirkumskripte seitliche Wülste am distalen Ende der Schwanzflosse, und die Weiterentwicklung zur Schwanzflosse durchläuft in beiden Ordnungen die gleichen Stufen (wie das die Abbildungen größerer Embryonen dartun; s. z. B. die Tafeln XIV und XV, XVII, XVIII und XIX im zweiten Teile meiner Arbeit von 1893).

Doch verläuft die Entwicklung zur fertigen Form schneller bei Zahnwalen als bei Bartenwalen.

Die von mir in einem Falle bei einem Phocaenaembryo von 25 mm Länge beobachteten seitlichen, am Schwanze entlang laufenden Falten, die der Bildung der Schwanzflossenflügel voraus gehen, und die 1893 auf Taf. XIV, Fig. 2 abgebildet sind, habe ich auch bei meinem kleinsten Bartenwalembryo und in Spuren bei dem darauffolgenden Stadium beobachten können.

In der Entwicklung der Schwanzflossenflügel bei Megaptera zeigt es sich, daß ganz ausnahmslos der rechte Flügel breiter ist als der linke. Natürlich läßt sich das erst von einer gewissen Stufe der Ausbildung an feststellen. Aber schon im Stadium VI wird die Ungleichartigkeit meßbar und beträgt von Stadium IX an bereits 1—2 mm. Im Stadium XII ist der linke Flügel 11 mm breit, der rechte 13 mm. Im Stadium XIII sind es 22 mm und 24 mm, im Stadium XIV 18 mm und 20 mm, im Stadium XV 49 mm und 52 mm und im Stadium XVI 52 mm und 55 mm.

Es ist ferner zu konstatieren, daß sämtliche größere Embryonen eine schiefe Insertion der Schwanzflossenflügel an den Schwanz aufzuweisen haben, indem der rechte in erheblicherem Maße schräg nach abwärts gerichtet ist als der linke. Es ist das eine Bestätigung früherer Befunde (1908), die ich bei Zahnwalembryonen sowie bei Bartenwalembryonen festgestellt habe. Auch neues Material von Bartenwalembryonen zeigte mir ausnahmslos die Asymmetrie der Schwanzflosse, so fand ich bei einem Embryo, der als Balaenoptera quoyi Fischer bezeichnet war und von der Cumberland-Bay aus Santa Georgia stammt, die Breite des linken Schwanzflossenflügels zu 8 mm, die des rechten zu 9 mm bei 155 mm direkter Körperlänge. Ein als Balaenoptera borealis (?) Less. bezeichneter Embryo von Angola von 486 mm direkter Länge hatte einen 48 mm breiten linken, einen 49,5 mm breiten rechten Schwanzflossenflügel.

Ein in meinem Besitze befindlicher Embryo von Balaena mysticetus L. von ca. 450 mm direkter Länge wies eine sehr erhebliche Differenz in der Breite der beiden Schwanzflossenflügel auf, indem der linke 64 mm breit war, der rechte dagegen 72 mm.

Es ergibt sich also das Resultat, daß auch bei Embryonen von Bartenwalen, ebenso wie bei denen von Zahnwalen eine Asymmetrie der Schwanzflosse vorhanden ist, indem ausnahmslos der rechte Flügel breiter ist als der linke, und indem die Insertion beider Flügel eine schiefe, nach rechts abwärts geneigte ist.

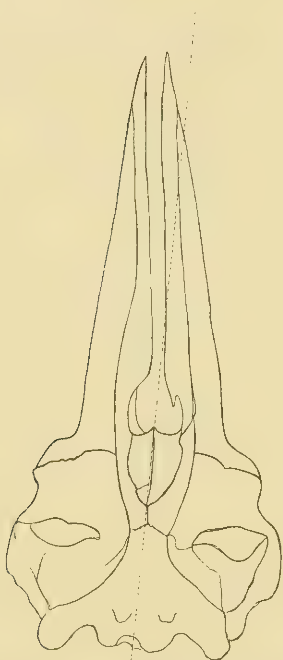
Anschließend an diese Befunde möchte ich die Frage der Asymmetrie der Wale aufs neue behandeln.

p) Asymmetrie.

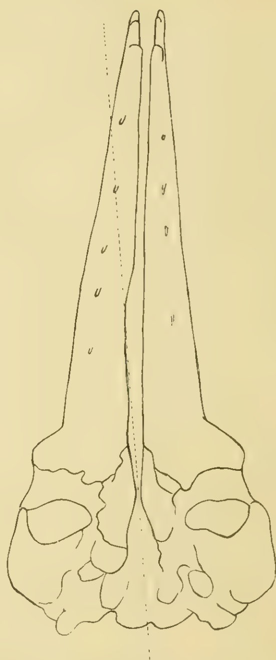
Bei Bartenwalembryonen findet sich schon äußerlich eine gewisse Asymmetrie, wie dies früher von mir (1893) und später von GULDBERG (1897 und 1899, p. 20) auch an Zahnwalembryonen festgestellt worden ist. Nicht völlig symmetrisch ist z. B. bei den mir vorliegenden Stadien von Megaptera die Verteilung der Hautknollenanlagen, ebenso wie in Stadium III eine gewisse asymmetrische Ausbildung der äußeren Ohranlagen unverkennbar ist. Auch die Brustflosse ist auf beiden Seiten nicht immer völlig gleichmäßig entwickelt, und der ventralwärts eingekrümmte Schwanz liegt von einer gewissen Größe der Embryonen an nicht mehr genau in der Mittellinie, sondern ist etwas zur Seite, und zwar stets nach rechts abgebogen (mit Ausnahme der beiden Zwillingsstadien XV und XVI). Nun kommt noch die recht erhebliche Asymmetrie der Schwanzflosse hinzu, über die ich bereits berichtet habe.

Dagegen ist über eine Asymmetrie des Schädels bei Embryonen bis jetzt nichts bekannt geworden; auch bei Zahnwalen tritt die Asymmetrie des Schädels erst relativ später auf. Bei erwachsenen Bartenwalen dagegen habe ich bereits (1908, p. 611) eine, wenn auch geringfügige Asymmetrie der Schädelknochen feststellen können, und POLINSKI (1909) hat meine Angaben bestätigt. Ein sehr schönes Demonstrationsmaterial zum Nachweis der Asymmetrie des Bartenwalschädels liefern übrigens die photographischen Aufnahmen von Schädeln verschiedener Bartenwale in der großen Arbeit von FR. W. TRUE (1904). Hier sieht man nicht nur eine gewisse Ungleichmäßigkeit in der Breite der Knochen, besonders der Nasalia, sondern vor allem eine ganz entschiedene Drehung der Schnauze nach links. Das wird schon sehr deutlich, wenn man die Abbildung des Schädels von Megaptera (TRUE, Taf. XXXII, Fig. 2) betrachtet, ebenso zeigt ein Schädel von Balaenoptera physalus L. (l. c. Taf. I, Fig. 3) das gleiche Verhalten, am ausgeprägtesten ist aber die Asymmetrie bei Rhachianectes glaucus (l. c. Taf. XLVII). Aus letzteren Abbildungen, von denen ich die Umrisse hier wiedergebe, ersieht man, daß der Schädel vom Hinterhauptsloch bis zu den Nasenöffnungen hin nur eine geringe Asymmetrie aufzuweisen hat; nur das rechte Nasale erscheint breiter als das linke; dagegen ist die Schnauze

ganz erheblich nach links gedreht. Das läßt sich leicht erkennen, wenn man die durch den hinteren Schädelteil gezogene Medianlinie nach vorn verlängert, wie das auf beiden Zeichnungen durch eine punktierte Linie geschehen ist. Wie bei den Zahnwalen, so ist auch bei den Bartenwalen die Asymmetrie des Vorderschädels verschiedenartig ausgebildet, am stärksten anscheinend bei Rhachianectes glaucus. Dieser Wal hat eine relativ steile Stirnpartie,



Textfig. 6. Oberseite des Schädels von Rhachianectes glaucus.



Textfig. 7. Unterseite des Schädels von Rhachianectes glaucus.

(nach True 1904).

viel steiler als die der Balaenopteriden, andererseits fehlt ihm die Rückenflosse.

Jedenfalls erhellt daraus, daß die Asymmetrie des Bartenwalschädels durchaus nicht so geringfügig ist, wie man bisher annahm, und daß keinesfalls der Schädel der Bartenwale keine Asymmetrie aufzuweisen hat, wie auch neuerdings wieder behauptet wurde.

Die von mir 1908 gegebene Erklärung der Ursache der Asymmetrie des Walschädels basiert auf einer Korrelation von Schädel und Bewegung durch die Schwanzflosse. Fr. Houssay (1910, p. 12) stimmt meiner Hypothese wenigstens im Prinzip zu und

sucht in geistvoller Weise die einzelnen Phasen des phylogenetischen Vorganges festzustellen. Auch STEINMANN (1912) stellt sich auf den Boden meiner Hypothese, schießt aber weit über das Ziel hinaus, wenn er die Frage nach der Ursache der Asymmetrie des Walschädels auf Grund meiner Hypothese bereits für gelöst ansieht. Auch heute noch steht ein strikter Beweis dafür noch aus, weil die Schwierigkeiten einer experimentellen oder auch rechnerischen Beweisführung vorläufig noch zu große sind. Völlig ablehnend verhalte ich mich zu den phylogenetischen Spekulationen STEINMANNS, der die horizontale Schwanzflosse der Cetaceen von der vertikalen der Ichtyosaurier ableiten will. Eine Arbeit von STERLING[1]) (1910) über Asymmetrie bei Walen bringt nichts Neues. Er hält meine Erklärung der Schädelasymmetrie deshalb nicht für richtig, weil sich sonst auch bei Bartenwalen eine Asymmetrie des Schädels zeigen müßte, was nicht der Fall sei. Neuerdings hat sich auch LILLIE (1910, p. 780) mit der Frage der Asymmetrie des Walschädels befaßt, nimmt aber zu den bisher vorhandenen Erklärungsversuchen von ABEL und mir keine Stellung, sondern gibt eine neue Erklärung. Nach ihm ist die Ursache der Asymmetrie speziell des als Beispiel herangezogenen Pottwalschädels darin zu finden, daß die Epiglottis, wie bekannt, nicht genau durch die Mitte des Pharynx zieht, sondern auf die linke Seite gerückt ist. Das beruht nach ihm auf dem Verschlucken der großen Nahrungsbissen, die die lange Epiglottis aut die Seite drängen mußten. Damit glaubt LILLIE

1) Von dieser Arbeit erhielt ich nur ganz zufällig Kenntnis, trotzdem sie mit dem Vermerk versehen ist, daß sie aus dem zoologischen Laboratorium der Universität Breslau stamme! Weder ich noch ein anderer der Breslauer Zoologen wußten etwas darum, hatten auch keinen Separatabzug der Arbeit erhalten. Eine Übersetzung der in den Compt. rend. soc. sc. Warschau 1910, p. 231, in polnischer Sprache erschienenen Abhandlung ergab, daß Herr Dr. STERLING, der im Sommer 1910 in unserem Laboratorium arbeitete, ein Objekt zur Untersuchung benutzt, beschrieben und abgebildet hat, dessen Bearbeitung ihm von mir nicht gestattet worden war. Es war dies der Schädel einer jungen Platanista gangetica. Als ich einst zufällig Herrn Dr. STERLING mit diesem mir selbst zur Untersuchung anvertrauten Objekte beschäftigt fand, habe ich ihn ernstlich ersucht, das zu unterlassen. Er scheint das indessen vergessen zu haben, ebenso wie seine Versicherung, daß er nicht daran dächte, etwas darüber zu publizieren. Ich würde diese an sich ganz unerhebliche Angelegenheit mit Stillschweigen übergangen haben, wenn sie nicht einen lehrreichen Beitrag zur Frage des Studiums von Ausländern an deutschen Hochschulen darstellte.

die Ursache der Asymmetrie des Zahnwalschädels entdeckt zu haben. Lillie hat übersehen, daß die Zahnwale im Gegensatz zu den Bartenwalen den weiten Schlund der Raubtiere in noch vergrößertem Maße besitzen. Wäre seine Erklärung richtig, so müßte sich die Asymmetrie des Schädels am stärksten an der Basis in der Umgebung der Choanen äußern. Bekanntlich ist es aber gerade umgekehrt die Umgebung der oberen Nasenöffnungen, wo sie am stärksten ausgeprägt ist, während sie an der Basis nicht oder kaum bemerkbar ist. Wäre das Verschlucken großer Bissen die Ursache, dann müßte Orcinus orca die größte Schädelasymmetrie aufweisen, was aber nicht der Fall ist. Umgekehrt müßte bei Hyperoodon rostratus keine oder nur geringe Asymmetrie herrschen, weil dieser bis 10 m lange Wal sich von Massen für seine Schlundmaße relativ kleiner Cephalopoden ernährt. Bekanntlich ist aber gerade bei dieser Art die Asymmetrie eine ganz enorme. Endlich dürften die Bartenwale als Planktonfresser überhaupt keine Schädelasymmetrie aufweisen, und Lillie nimmt das auch folgerichtig an, indessen zu Unrecht, wie aus meinen Ausführungen hervorgeht. Lillie hätte sich seine unhaltbare Hypothese vielleicht gespart, wenn er sich auch nur einigermaßen mit der einschlägigen Literatur vertraut gemacht hätte, von der er keine einzige Arbeit zu kennen scheint.

Nach wie vor stehe ich in der Frage nach der Ursache der Asymmetrie des Walschädels auf dem Boden der von mir 1908 aufgestellten Hypothese, daß sie aus der eigenartigen Bewegung der Schwanzflosse heraus zu erklären ist, die eine den Vorderkörper nach links drehende Komponente enthält. Diese Hypothese erscheint mir wesentlich gestützt durch die Feststellung der Tatsache, daß schon bei kleinen Embryonen eine asymmetrische Ausbildung der Schwanzflosse im Erscheinen begriffen ist, die bei größeren Embryonen noch zunimmt. Stets ist der rechte Schwanzflossenflügel größer als der linke und schräger nach abwärts am Schwanze inseriert als dieser. Da diese Asymmetrie der Schwanzflosse sich schon in so frühen Stadien zeigt, während die Asymmetrie des Schädels erst viel später beginnt, ist die Annahme gerechtfertigt, daß die letztere auf die asymmetrisch gebildete und infolgedessen in der Bewegung ungleichmäßig wirkende Schwanzflosse zurückzuführen ist.

q) Die Entwicklung der äußeren Geschlechtsorgane.

Wie Fig. 4, Taf. I zeigt, ist der Geschlechtshöcker in Stadium I ein relativ großes, nach hinten stark gekrümmtes Gebilde,

das einer sehr stark verdickten Basis aufsitzt, die ihn wulstförmig kranial und lateral umfaßt. Eine Homologisierung dieser basalen Verdickung mit den Geschlechtswülsten ist gegeben. Kaudalwärts findet sich eine relativ weite Öffnung an der Basis des Geschlechtshöckers, durch welche der Sinus urogenitalis nach außen mündet. Letztere Öffnung ist auch im nächstfolgenden Stadium, das sonst Stadium I gleicht, wohl ausgebildet. Die Krümmung des Geschlechtshöckers hat etwas abgenommen und noch mehr ist das in Stadium III der Fall. Auch die Größe des Organes nimmt relativ ab, und ebenso treten die Geschlechtswülste mehr und mehr zurück. Bei keinem der drei kleinsten Embryonen konnte ich die Anlage einer oral von der Öffnung des Sinus urogenitalis gelegenen Urethralrinne konstatieren.

Von Stadium V an läßt sich der Unterschied der Geschlechter erkennen. Beim weiblichen Geschlecht legt sich der relativ kleiner werdende Geschlechtshöcker, kaudalwärts gerichtet, in die Geschlechtsspalte hinein, während im männlichen Geschlecht eine Aufrichtung nach vorn erfolgt.

Verfolgen wir zunächst die Weiterentwicklung im weiblichen Geschlecht. In Stadium V setzt sich die Öffnung des Sinus urogenitalis nach vorn in eine am kaudalen Rande des Geschlechtshöckers entlang laufende Urethralrinne fort, und die beiden bei den kleinsten Stadien so mächtigen Geschlechtswülste sind zu Umwallungen der Geschlechtsspalte reduziert. Stadium VII zeigt kaum etwas Abweichendes. Im Stadium VIII sehen wir die seitlichen Ränder der Urethralrinne in der Umgebung der Geschlechtsspalte in die lateral von einer Furche begrenzten Schamlippen übergehen. In Stadium XII ist die 4 mm lange Clitoris in ihrem proximalen Teile von einer dünnen, aber scharf umgrenzten Hautfalte umgeben und bedeckt die Geschlechtsöffnung völlig. Der After liegt 2 mm hinter der Clitorisspitze. In Stadium XIII ist die Clitoris 5 mm lang und besteht aus einem breiteren proximalen Teile und einem schmäleren distalen. Letzterer entspringt aus dem proximalen Teile, indem auf der Außenseite in der Mitte eine kontinuierliche Verbindung existiert, während seitlich davon zwei tiefe Furchen beide Teile voneinander trennen. Nach innen, vor den Wällen der beiden Mammardrüsen, liegen zwei lange, die Geschlechtsöffnung umgrenzende Hautfalten: die Labien. Der After liegt 6 mm hinter der Clitorisspitze.

In Stadium XIV ist die Clitoris 6 mm lang, und ihr breiterer proximaler Teil ist in gleicher Weise von dem schlankeren distalen

Teile getrennt, wie im vorhergehenden Stadium. Der After liegt 6 mm hinter der Clitorisspitze.

Auch im größten der mir vorliegenden Stadien XVI überdeckt die Clitoris die Schamspalte fast völlig, und ihr distaler Teil ist in gleicher Weise von dem proximalen breiteren abgesetzt. Auch weist der konisch zugespitzte distale Teil zu beiden Seiten regelmäßig angeordnete tiefe Furchen auf. Der After liegt 10 mm hinter der Clitorisspitze.

Die Entwicklung der äußeren Geschlechtsorgane im männlichen Geschlecht veranschaulicht uns zuerst Stadium VI. Der nach hinten gebogene, aber schon mehr aufgerichtete Penis ist in seinem unteren Drittel von einer deutlichen Hautfalte umgeben. An der etwas kolbig verdickten Spitze sieht man eine sagittal verlaufende Rinne, aber keine eigentliche Öffnung. Der Vorderrand der Penisinsertion ist vom Hinterrand der Nabelstranginsertion 4 mm entfernt, während der After vom Hinterrand des Penis 3 mm entfernt ist. Eine deutliche Raphe verläuft vom Hinterrand des Penis kaudalwärts. Im Stadium X liegen die Verhältnisse ebenso. Der Penis ist nicht besonders stark nach hinten gekrümmt und 4 mm lang. Die proximale Hälfte ist von dem Präputium umhüllt. Eine Öffnung war nicht zu entdecken. Der Vorderrand des Penis ist vom Hinterrand der Nabelstranginsertion 4 mm entfernt, sein Hinterrand vom After 5 mm. Die Raphe ist deutlich ausgeprägt. Im Stadium XV ist der Penis bis über die Hälfte seiner Gesamtlänge von einem dicken Präputium umhüllt. Diese Gesamtlänge beträgt 16 mm, seine Breite an der Bauchwand 7 mm. Die Raphe ist sehr deutlich vorhanden. Die Entfernung von der Nabelstranginsertion beträgt 25 mm, vom After 26 mm. Der Penis und seine Umgebung bis in die Nähe des Afters liegt auf einer starken Emporwölbung der Bauchwand von längsovalem Umrisse. Die Penisspitze ist von einer kreisförmigen Öffnung durchbohrt, die in einer sagittal gerichteten Kerbe liegt. Eine deutliche Leiste zieht auf der kaudalen Seite des Penis in dessen Medianlinie entlang.

Vergleichen wir die aufeinander folgenden Stufen der Entwicklung der äußeren Geschlechtsorgane miteinander, so ergibt sich, daß deren Entwicklung sich eng an die bei landlebenden Säugetieren anschließt. Der indifferente Zustand hält bis zum Stadium IV an. In diesen ersten Entwicklungszuständen treten neben einem relativ großen Geschlechtshöcker stark entwickelte Geschlechtswülste auf, die sich beim weiblichen Geschlechte zu den Schamlippen umbilden, während sie beim männlichen Ge-

schlechte äußerlich verschwinden. Im weiblichen Geschlechte wird der Geschlechtshöcker zu einer eigenartig gestalteten relativ großen Clitoris, deren proximaler Teil breiter ist als der distale. Im männlichen Geschlechte wird der Penis von einer immer höher werdenden Hautfalte umwachsen. Von seinem Hinterrande zum After zieht eine deutliche Raphe und bei dem größten Exemplar setzt sie sich bis zur Penisspitze fort.

Die Bildung der Urethralrinne konnte ich nur beim weiblichen Geschlechte wahrnehmen. Ihre Ränder setzen sich kaudalwärts in die beiden Schamlippen fort.

r) Mammaranlagen.

Die Frage nach dem Auftreten der ersten Mammaranlagen hängt eng mit der nach dem Auftreten der Hinterextremitäten zusammen. Auf Grund der durch das Studium der Megapteraentwicklung gewonnenen Resultate bin ich geneigt, mich Guldbergs Anschauung anzuschließen, nach welcher die ersten Mammaranlagen etwas ventralwärts von den rudimentär gewordenen äußeren Anlagen der Hinterextremitäten auftreten. Da die Konservierung kleiner und kleinster Walembryonen mit besonderen Schwierigkeiten verknüpft ist, so ist es als besonderer glücklicher Zufall zu betrachten, wenn die Plastik eines solchen kleinen Embryos so gut erhalten ist, daß er derartige erste Anlagen zeigt. Nun habe ich bei Stadium II und III medial und etwas kranial von den ganz unzweifelhaften Anlagen der Hinterextremitäten sehr kleine Erhebungen an der Basis der Geschlechtswülste gefunden, die ich als „hügelförmige Anlagen“ der Mammarorgane ansprechen möchte. Eine Entscheidung darüber soll aber der mikroskopischen Untersuchung der Serienschnitte vorbehalten bleiben. In den folgenden Stadien vermag ich nichts aufzufinden, was sich als Mammarorgane deuten ließe. Erst in Stadium XII finden sich zu beiden Seiten der Geschlechtsspalte zwei schwache Erhebungen, auf deren Gipfel sehr feine Längsspalten sichtbar werden, die 3 mm voneinander entfernt sind, das gleiche findet sich auf den nächstfolgenden beiden weiblichen Embryonen, Stadium XIII und XIV. In letzterem Stadium sind die beiden Öffnungen 5 mm voneinander entfernt. Während in den vorliegenden Stadien die Mammae sich kaum emporwölben, sind sie in Stadium XVI zu zwei ansehnlichen Hügeln emporgewachsen mit 3 mm langen Längsschlitzen, die 10 mm voneinander entfernt

liegen. Im männlichen Geschlecht habe ich Zitzenrudimente nur in Stadium XV angetroffen, hier liegen sie als zwei kleine aber deutliche und kranialwärts sich vertiefende Gruben in einer Entfernung von 2 mm voneinander zu beiden Seiten der ventralen Medianlinie, und ihre Entfernung vom Hinterrande des Penis beträgt 12 mm.

Die Entwicklung der Bartenwalzitze stimmt im wesentlichen mit der der Zahnwalzitze überein, und ich will von einer eingehenden Vergleichung hier absehen und diese auf die eingehende Untersuchung der Entwicklung der inneren Anatomie dieses Organes aufsparen.

Verzeichnis der zitierten Literatur.

1780 Fabricius, O., Fauna Grönlandica. Hafniae.

1789 Bonnaterre, Tableau encyclopédique et méthodique des trois règnes de la nature. L'ètologie. Paris.

1829 Brandt, J. F. u. Ratzeburg, J. T. C., Medizinische Zoologie usw. Vol. I. Berlin.

1832 Rudolphi, D. K. A., Über Balaena longimana. Abh. k. Ak. Wiss. Berlin 1829.

1849 Eschricht, D. F., Zoologisch-anatomisch-physiologische Untersuchungen über die nordischen Waltiere. Leipzig.

1878 Sars, G. O., Bidrag til en noiere Characteristic af vore Bardehvaler. Christ. Vidensk. Selsk. Förhandl. No. 15.

1879 Howes, G. B., On some points in the anatomy of the porpoise (Phocaena communis). Journ. of Anat. and Phys., Vol. XIV.

1880 1881 Sars, G. O., Fortsatte Bidrag til Kundskaben om vore Bardehvaler. „Finhvalen“ og „Knölhvalen“. Christ. Vidensk. Selsk. Förhandl. No. 12.

1884 True, Fr. W., Annotated list of the aquatic mammals of North America. Bull. U. S. Nat. Mus. 27.

1888 Struthers, J., On some points in the anatomy of a Megaptera longimana. Journ. Anat. Phys, Vol. XXII.

1889 Beneden, P. J. van, Histoire naturelle des cétacés des mers d'Europe. Brüssel.

1889—1893 Kükenthal, W., Vergl. Anat. u. entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Waltieren. Denkschr. med.-naturw. Ges., Jena, 3. Bd. I. u. II. Teil.

1894 Guldberg, G. A., Über temporäre äußere Hinterflossen bei Delphinembryonen. Anat. Anz., Suppl.-Bd. IX, p. 92.

1894 Guldberg u. Nansen, On the development and structure of the whale. Part I. On the development of the delphin. Bergens Museum V.

1895 Kükenthal, W., Über Rudimente von Hinterflossen bei Embryonen von Walen. Anat. Anz., Bd. X.

1898 TRUE, FR. W., A review of the family Delphinidae. Bull. Unit. St. Muc., No. 36.

1898 Ders., On the nomenclature of the whalebone whales of the tenth edition of Linnaeus's systeme naturae. Proc. U. S. Nat. Mus. 21.

1899 GULDBERG, G. A., Neue Untersuchungen über die Rudimente von Hinterflossen und die Milchdrüsenanlage bei jungen Delphinembryonen.

1900 BEDDARD, F. E., Book of Whales. London.

1900 KÜKENTHAL, W., Die Wale der Arktis. Fauna arctica, Bd. I.

1900 RAWITZ, B., Über Megaptera boops FABR. nebst Bemerkungen zur Biologie der norwegischen Mystacoceten. Arch. f. Naturg.

1902 ABEL, O., Die Ursache der Asymmetrie des Zahnwalschädels. Sitz.-Ber. k. Ak. W. Wien, math.-naturw. Kl., Bd. III.

1903 u. 1904 GULDBERG, G. A., Über die Wanderungen verschiedener Bartenwale. Biol. Zentralbl., Bd. XXIII u. XXIV.

1904 TRUE, FR. W., The whalebone whales of the Western North-Atlantic. Smiths. Contrib., Vol. XXXIII.

1906 BRAUN, M., Einiges über Phocaena communis LESS. Zool. Anz., Bd. XXIX.

1906 KERR, J. GRAHAM, Notes on certain specimens of General zoological interest exhibited. Trans. Nat. Hist. Soc. Glasgow, Vol. VIII (New series), Part I.

1907 JAPHA, A., Über die Haut nordatlantischer Furchenwale. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat., Bd. XXIV.

1909 ANDREWS, R. C., Observations on the habits of the Finback and Humpback whales of the Eastern North Pacific. Bull. Am. Mus. Nat. Hist., Vol. XXVI.

1909 KÜKENTHAL, W., Untersuchungen an Walen. Jen. Z. Naturw., Bd. VL.

1909 Ders., Haare bei erwachsenen Delphinen, Bd. XXXV, p. 8.

1909 POLINSKI, W., Ein Beitrag zur Asymmetrie des Walschädels. Kosmos XXXIV. Lwow.

1910 JAPHA, A., Weitere Beiträge zur Kenntnis der Walhaut. Zool. Jahrb., Suppl. 12.

1911 MÖRCH, J. A., On the Natural History of Whalebone-Whales. Proc. Zool. Soc., London.

1912 FREUND, L., Walstudien. Sitz.-Ber. k. Ak. W. Wien, math.-naturw. Kl., Bd. CXXI.

1912 KUNZE, A., Über die Brustflosse der Wale. Zool. Jahrb., Abt. Anat., Bd. XXXII.

1912 KÜKENTHAL, W., Verhandl. des VIII. internat. Zoologenkongresses zu Graz, p. 484. Diskussion zur Demonstration von Prof. Appelöf.

1912 STEINMANN, G., Über die Ursache der Asymmetrie der Wale. Anat. Anz., Bd. XLI.

Tafelerklärung.

Taf. I.

Fig. 1. Megaptera Stadium I, Kopf von vorn, Vergr. 3 mal.
„ 2. Stadium I, Kopf von der Seite, Vergr. 3 mal.
„ 3. „ I, linke Vorderextremität, Vergr. 6 mal.
„ 4. „ I, hintere Körperregion, Vergr. 6 mal.
„ 5. „ II, Kopf von vorn, Vergr. 3 mal.
„ 6. „ II, Kopf von der Seite, Vergr. 3 mal.
„ 7. „ II, linkes Auge, Vergr. 6 mal.
„ 8. „ II, linke Vorderextremität, Vergr. 6 mal.
„ 9. „ II, hintere Körperregion, Vergr. 6 mal.
„ 10. „ III, Vergr. 3 mal.
„ 11. „ III, Kopf von der Seite, Vergr. 3 mal.
„ 12. „ III, Kopf von vorn, Vergr. 3 mal.
„ 13. „ III, rechte Ohröffnung, stärker vergrößert.
„ 14. „ IV, in den Eihüllen, auf die Hälfte verkleinert.

Taf. II.

„ 15. „ IV, Vergr. 2 mal.
„ 16. „ IV, Vergr. 2 mal.
„ 17. „ V, Vergr. 2 mal.
„ 18. „ V, Kopf von vorn, Vergr. 2 mal.
„ 19. „ V, linke äußere Ohröffnung, stärker vergrößert.
„ 20. „ VII, Vergr. 2 mal.
„ 21. „ XII, auf zwei Drittel verkleinert.
„ 22. „ XIII, auf zwei Drittel verkleinert.

Taf. III.

„ 23. „ XV, auf zwei Drittel verkleinert.
„ 24, 25 u. 26. Phocaena Dalli True, Embryo von 11 mm direkter Länge, von beiden Seiten und vom Rücken her, Vergr. 7 mal.

Abkürzungen:

A = After
An = Analflosse
Au = Auge
G = Genitalhöcker
H = Hinterextremität
K = Kinnkamm
L = Laterale Schwanzleiste
Ma = Anlage des Mammarorgans
Man = Unterkiefer
N = äußere Nasenöffnung
O = äußere Ohranlage
R = Rückenflosse
r R = radialer Brustflossenrand
u R = ulnarer Brustflossenrand
Schf = Schwanzflosse
U = Urogenitalöffnung
V = Vorderextremität

V. Kapitel.

Die äußere Körperform einiger seltener Walembryonen.

In diesem Kapitel beabsichtige ich einige seltene Walembryonen zu beschreiben, die sämtlich eine Größe erreicht haben, welche die Merkmale der befreffenden Art bereits deutlich hervortreten läßt. Noch sind wir weit von einer genügenden Kenntnis der äußeren Körperform mancher Walarten entfernt. Ganz besonders gilt das vom Grönlandwal und vom Pottwal, und bei diesen anscheinend dem Untergange geweihten Arten erscheint jeder Beitrag zu ihrer besseren Kenntnis von nicht unerheblichem Werte. Wenn natürlich auch im späteren embryonalen Leben, wie auch nach der Geburt noch weitere Änderungen der Körperform eintreten können, so sind doch schon von einem gewissen embryonalen Stadium an fast alle wichtigen Artmerkmale angelegt. Ich beginne mit der Beschreibung eines Embryos vom Grönlandwal.

a) Über die äußere Körperform eines Embryos vom Grönlandwal (Balaena mysticetus L.).

(Taf. IIIa, Fig. 27 u. 28).

Der Grönlandwal ist durch die unablässigen Verfolgungen von seiten des Menschen nahezu ausgerottet. Die hauptsächlichsten Kenntnisse über seinen Körperbau verdanken wir Scoresby „An Account of the Arctic Regions and of the Whale-Fishery" (1820) und der Monographie von Eschricht und Reinhardt „Om Nordhvalen" (1861). Seit dieser Zeit sind meines Wissens keine Untersuchungen der äußeren Körperform mehr erschienen, wenn wir von den Zusammenstellungen von Scammon (1874), Millais (1906) u. a. absehen, und über die Entwicklung dieser Walart wissen wir so gut wie nichts. Da war es denn ein überraschender Fund, den ich vor ein paar Jahren in den Vorratsräumen des neuen Nationalmuseums in Washington machte, als ich in einem Glase einen Walembryo in Alkohol konserviert auffand, der die Bezeichnung „Balaena fetus" trug, sonst nichts, auch nicht über Fundort oder Herkunft. An der Größe des Kopfes, die ein Drittel der Körperlänge ausmachte, ließ sich so-

fort erkennen, daß es sich nur um einen Fetus von Balaena mysticetus handeln konnte.

Durch freundliche Vermittlung des Herrn Kollegen Fr. W. True wurde mir außer anderem Walmaterial auch dieser Embryo zur freien Verwendung überlassen, und ich möchte nicht verfehlen, der Verwaltung des Nationalmuseums für ihre Liberalität meinen besten Dank abzustatten.

Wenn auch der Embryo wahrscheinlich schon jahrzehntelang im Museum aufbewahrt worden war und nicht unerhebliche Beschädigungen aufzuweisen hatte, so ließen sich doch an ihm immerhin eine Reihe von Untersuchungen und Messungen der äußeren Körperform vornehmen, die bei der außerordentlichen Seltenheit des Materials nicht ohne Wert sein dürften.

Zunächst lasse ich einige Maße in Millimetern folgen:

Schnauzenspitze bis Vorderrand der Nasenöffnungen . .	95	mm
Vorderrand der Nasenöffnungen bis Scheitel	70	„
Direkte Körperlänge	445	„
Gesamtlänge über den Rücken gemessen	520	„
Länge des Unterkiefers von der Spitze bis zum Mundwinkel	127	„
Länge des Oberkiefers von der Schnauzenspitze bis zum Mundwinkel	130	„
Mundwinkel bis zum Vorderrand der Augenöffnung .	14	„
Direkte Breite des Oberkiefers am Mundwinkelansatz .	88	„
„ „ in der Gegend der Nasenlöcher . . .	44	„
„ „ in der Mitte zwischen Nasenlöchern und Schnauzenspitze	25	„
Direkte Breite kurz vor der Schnauzenspitze	18	„
„ „ des Unterkiefers in der Gegend der Mundwinkel	68	„
Direkte Breite in der Mitte	80	„
Vorderrand der Brustflosse	65	„
Hinterrand der Brustflosse	60	„
Breite der Brustflosse an der Insertion	29	„
„ „ „ in der Mitte	31	„
Größte Dicke der Brustflosse an der Insertion . . .	10	„
Von der Unterkieferspitze bis zum Nabel	210	„
Vom Nabel bis Vorderrand der Penistasche	40	„
Vorderrand der Penistasche bis Hinterrand der Penistasche	10	„

Hinterrand der Penistasche bis After	50 mm
After bis Schwanzflossenende	148 „
Länge der Schwanzflosseninsertion	40 „
Größte direkte Breite der Schwanzflosse	135 „

Beim Studium der Abhandlung von ESCHRICHT und REINHARDT fiel mir auf, wie wenig deren Abbildungen mit den von diesen Autoren gegebenen Beschreibungen übereinstimmen, insbesondere war es die Abbildung eines Neonatus auf Taf. I, Fig. 1, über deren Naturtreue mir schwere Bedenken aufstießen.

Mit Hülfe unseres Universitätszeichners, Herrn Dr. E. LÖSCHMANN, wurde von dem stark verdrückten Embryo ein möglichst naturgetreues Modell hergestellt, unter Vermeidung der am Original vorhandenen Verletzungen und Schäden, und dieses Modell hat zur Grundlage der hier beigegebenen Abbildungen gedient.

Vergleicht man diese Abbildungen mit denen von ESCHRICHT und REINHARDT, so glaubt man zwei ganz verschiedene Arten vor sich zu haben. Dagegen stimmt ihre Beschreibung mit meinen Befunden in wesentlichen Punkten überein.

Im großen und ganzen zeigt der Embryo bereits die Merkmale des erwachsenen Tieres. Von embryonalen Eigenschaften fällt nur auf, daß der Kopf noch etwas zum Rumpfe geneigt und die Andeutung eines Halses noch sichtbar ist. Bei der weit nach vorn gerückten Lage der beiden Brustflossen liegt deren vordere Insertion ungefähr auf der Höhe des hinteren Endes des Kopfes. Die direkte Entfernung des Vorderrandes der Brustflosse bis zur Unterkieferspitze beträgt 145 mm. Die Kopflänge verhält sich also zur direkten Körperlänge wie 1 : 3. Das stimmt mit den vorhandenen Angaben am erwachsenen Tiere gut überein, wonach der Kopf zwei Siebentel bis ein Drittel der gesamten Körperlänge ausmacht. Dagegen ist in der Abbildung des Neonatus in ESCHRICHTS und REINHARDTS Werke das Verhältnis von Kopf zu direkter Körperlänge 1 : 3,4. Hier ist der Kopf also relativ viel kleiner als bei dem mir vorliegenden Embryo.

Nun ist allerdings in der relativen Körperlänge eine nicht unerhebliche Variabilität zu konstatieren, auf welche bereits SCORESBY (Bd. I, p. 470) aufmerksam macht. Er schreibt, daß bei manchen Individuen die Kopflänge vier Zehntel der Gesamtlänge betrug, bei anderen kaum drei Zehntel, und ESCHRICHT und REINHARDT (p. 497) haben ähnliches gefunden. Während aber SCORESBY darin ein Anzeichen von vorhandenen Varietäten oder

Unterarten bei Balaena mysticetus vermutet, glauben ESCHRICHT und REINHARDT darin einen regelmäßigen Geschlechts- und Altersunterschied sehen zu können, indem die erwachsenen männlichen Tiere einen bedeutend größeren Kopf haben als die weiblichen. Bei alten männlichen Tieren kann das Verhältnis zur Körperlänge bis auf 2:5 steigen. Nach den an vorliegendem Embryo gewonnen Maßen scheint indessen der Geschlechtsdimorphismus sich schon frühzeitig in der verschiedenen Kopfgröße auszubilden. Denn dieser Embryo ist männlichen Geschlechts, während der Neonatus der beiden Autoren mit seinem relativ viel kleineren Kopfe weiblichen Geschlechts ist. Auch ist darauf hinzuweisen, daß ESCHRICHT bereits 1849 (p. 68) von einem $16^1/_2$ Zoll langen Fetus des Grönlandwales, der im Museum in Stockholm aufbewahrt ist, berichtet, dessen Kopf fast 6 Zoll lang war, also über ein Drittel der Körperlänge ausmachte, und von einem anderen Fetus des Pariser Museums von 21 Zoll Länge, dessen Kopf $9^1/_2$ Zoll lang war, also auch annähernd ein Drittel der gesamten Körperlänge erreichte. Über das Geschlecht der beiden Feten erfahren wir nichts, es erscheint mir aber bei der relativen Größe des Kopfes wahrscheinlich, daß sie männlichen Geschlechts waren.

Jedenfalls läßt sich das eine feststellen, daß der mir vorliegende Embryo männlichen Geschlechts einen relativ viel größeren Kopf besitzt als der weibliche Neonatus.

Was die äußere Form des Kopfes anbetrifft, so orientiert darüber die Abbildung (Taf. IIIa, Fig. 27 u. 28). Die stark gebogene Oberkieferregion geht ganz allmählich in die hintere Schädelregion über, und nur die beiden Nasenöffnungen liegen auf einer flachen Erhebung. Sehr auffällig ist der schmale obere Schnauzenteil. Schon ESCHRICHT und REINHARDT (p. 500) machen auf diesen Unterschied gegenüber dem Oberkiefer der Balaenopteriden aufmerksam. In der Augenregion beträgt die Kopfbreite 100 mm, aber schon kurz davor verjüngt sie sich ganz auffällig und mißt in der Höhe der Nasenöffnungen nur noch 65 mm in der Breite. Diese Verjüngung schreitet nach vorn zu in gleichem Maße fort, so daß die Breite 30 mm vom distalen Ende entfernt nur noch 25 mm beträgt. Das distale Ende des Oberkiefers ist stumpf abgerundet und sieht von oben her fast fingerförmig aus (s. Taf. IIIa, Fig. 28).

Sehr viel breiter als der Oberkiefer ist der Unterkiefer, dessen beide Äste in der Mitte weit auseinander weichen. Die

Entfernung der beiden Unterkieferäste beträgt hier 80 mm, während sie an den Mundwinkeln nur um 68 mm voneinander stehen. Die Lippen sind am Oberkiefer nicht annähernd so stark entwickelt wie am Unterkiefer. Am Oberkiefer stellen sie in der distalen Hälfte zwei nach innen umgeschlagene Falten dar, die nach den Mundwinkeln zu breiter und niedriger werden. Die Unterlippen sind besonders im distalen Teile ganz enorm hoch und stellen dünne Hautlappen dar, die ihre größte Höhe etwa in der Mitte des Unterkiefers erreichen, um dann nach den Mundwinkeln zu schnell niedriger zu werden. Vorn treten sie rinnenartig zusammen und nehmen die Oberkieferspitzen zwischen sich auf.

Die äußeren Nasenöffnungen stehen auf einer flachen Erhebung und stellen zwei schmale, nach vorn spitz konvergierende Schlitze von 7 mm Länge dar. Der innere steil in die Tiefe absinkende Rand ist leicht nach innen eingebogen, während der äußere Rand flach an die Oberfläche ausläuft und jederseits ein paar kleine wulstige Erhebungen aufweist.

Die äußere Augenspalte ist ganz auffällig klein, von breitovalem Umriß und nur 3 mm in der Länge messend. Bei einem annähernd ebenso langen Embryo von Megaptera beträgt der Längsdurchmesser der Augenspalten mehr als das Doppelte. Der auffällig kleine Augapfel liegt sehr tief, direkt an den Mundwinkel sich anschließend, und die Augenspalte ist von letzterem nur 13 mm entfernt. Eschricht und Reinhardt (p. 502) geben an, daß sich die Augenspalte nach vorn und nach hinten in eine Hautfalte fortsetzt, davon war indessen an vorliegendem Embryo nichts zu sehen.

Die äußere Ohröffnung ist breitoval, nahezu kreisrund und 18 mm vom Hinterrand der Augenspalte gelegen, von der vorderen Brustflosseninsertion 31 mm entfernt. Nach den vorhandenen Angaben zu schließen, ist die äußere Ohröffnung bei diesem Embryo relativ viel größer als beim erwachsenen Tiere. Während beim Neonatus die äußere Ohröffnung etwas tiefer liegt als die Augenöffnung, ist sie bei vorliegendem Embryo etwas höher gelagert, und das gleiche geben Eschricht und Reinhardt von einem $8^1/_2$ Fuß langen Fetus an. Jedenfalls hängt das mit der Aufrichtung des Kopfes zusammen.

Sehr auffällig ist der starke Besatz des Kopfes mit Haaranlagen. Vorn am Oberkiefer findet sich ein querovales Feld von annähernd 60 dicht gedrängten Poren, aus denen hie und da noch kurze, gelblich gefärbte Borsten entspringen. Weitere Haaranlagen

finden sich seitlich und etwas nach hinten von den beiden Nasenöffnungen, und zwar links vier, rechts drei. Wie der Darstellung von ESCHRICHT und REINHARDT (p. 503) zu entnehmen ist, fehlten diese Haare dem Neonatus, waren aber bei dem $8^1/_2$ Fuß langen Embryo in der Zahl von 8 u. 9 jederseits vorhanden, und können gelegentlich auch beim Erwachsenen persistieren. Am Vorderende des Unterkiefers finden sich rechts und links zwei weitere Porenfelder, jedes über 60 dunkel gefärbte Poren enthaltend. Diese beiden Porenfelder laufen jederseits zur Seite des Unterkiefers in einige unregelmäßig stehende Reihen aus, und hier zeigen sich auch noch einzelne bis 5 mm lange, hellgelbe Borsten. Eine einzelne Reihe jederseits setzt sich am Unterkiefer noch ein Stück weiter fort.

Vergleichen wir diese Befunde mit den Angaben von ESCHRICHT und REINHARDT (p. 503), so zeigt es sich, daß der vorliegende Embryo mehr Haaranlagen am Unterkiefer aufzuweisen hat, als der von den beiden Autoren untersuchte Neonatus. Die größte Höhe seines Körpers hat der Embryo etwas hinter der Brustflossenregion. Die Brustflossen sind breite flache Schaufeln, die dem Hinterhaupte dicht ansitzen. Ihre Form ist recht verschieden von der Abbildung ESCHRICHTS und REINHARDTS (s. deren Taf. I, Fig. 1). Ihre geringste Breite besitzen sie nahe der Insertion, ihre größte in der Mitte der Hand. Der Vorderrand ist schwächer vorgewölbt als der Hinterrand, und ihr Ende ist abgestumpft. Die Breite der Insertion beträgt 26 mm, die größte Breite 31 mm; der proximale Teil der Brustflosse bis zur Abzweigung der beiden längsten Finger ist 28 mm lang, während die Hand eine Länge von 34 mm hat. Die Länge der Brustflosse in der Mittellinie beträgt also 62 mm. Das Verhältnis zur direkten Körperlänge ist danach 1 : 7,2. Vom erwachsenen Tier geben ESCHRICHT und REINHARDT an, daß das Verhältnis stets unter ein Siebentel beträgt, während beim Neonatus die Brustflossen verhältnismäßig etwas länger waren. Es ergibt sich daraus, daß die Brustflossenlänge in späterer embryonaler Zeit nicht im gleichen Verhältnis wächst wie die Körperlänge. Dagegen scheint die Breite der Brustflosse relativ zuzunehmen. Bei vorliegendem Embryo war die Brustflosse genau halb so breit wie lang, beim Neonatus ebenso, dagegen erreicht sie beim erwachsenen Tiere drei Fünftel der Brustflossenlänge. Die Länge des Schwanzes vom After an gemessen beträgt 148 mm. Der Schwanz steht also zur direkten Körperlänge im Verhältnis von 1 : 3,0. Ventral wie dorsal tritt im hinteren Teil des Schwanzes

ein medianer Kiel auf. Die Schwanzflosse ist bereits kräftig entwickelt und hat etwa halbmondförmigen Umriß. Ihre Gesamtbreite beträgt 132 mm, so daß das Verhältnis zur Körperlänge über den Rücken gemessen 1:3,9 ist. Beim Neonatus ist das Verhältnis 1:3,2, so daß die Schwanzflosse in späterer embryonaler Zeit noch erheblich an Breite zunimmt. Sehr auffällig ist die starke Asymmetrie in der Ausbildung der beiden Schwanzflossenflügel, indem der rechte am Hinterende 72 mm breit ist, der linke nur 60 mm.

Das männliche Geschlechtsorgan erhebt sich aus einer weiten, aber niedrigen Tasche und stellt ein dünnes 36 mm langes Gebilde dar, das an der Basis ca. 3 mm dick ist.

14 mm vom Hinterrand der Penistasche entfernt liegen die beiden männlichen Zitzenrudimente, zu beiden Seiten der ventralen Medianlinie, in einer Entfernung von 4 mm voneinander. Jedes Zitzenrudiment stellt eine sehr kleine längsovale Tasche dar, in der eine kleine Erhebung sichtbar wird.

b) Über einen Embryo vom Gangesdelphin (Platanista gangetica Lebeck).

(Taf. IIIa, Fig. 3 u. 4; Taf. IIIb, Fig. 5, 6 u. 7.)

Zu den merkwürdigsten Waltieren gehört der Gangesdelphin, über dessen Körperbau uns vornehmlich die Arbeiten von Eschricht (1851), Flower (1869) und Anderson (1878) unterichtet haben. Nur letzterer Autor beschreibt kurz zwei Feten, die ihm von dieser seltenen Art zur Verfügung gestanden hatten. Es war mir daher sehr willkommen, daß mir von seiten des Herrn Kollegen Lampert außer dem Skelett eines jungen Tieres auch ein Embryo aus dem Stuttgarter Naturalienkabinett zur Bearbeitung anvertraut wurde, über den ich hier folgendes mitteilen möchte.

Zunächst will ich die wichtigsten Maße in Millimetern folgen lassen:

Direkte Körperlänge	630
Länge über den Rücken	890
Oberkieferspitze — Stirnansatz	85
Oberkieferspitze — äußere Nasenöffnung	170
Nasenöffnung — Scheitel	70
Scheitel — Vorderrand der Rückenflosse	310
Länge der Basis der Rückenflosse	100

Hinterrand der Rückenflosse — Schwanzende	240
Unterkieferspitze — Mundwinkel (längs des Unterkiefers)	145
Breite des Oberkiefers in der Region der Mundwinkel über die Außenfläche	150
Mundwinkel — Vorderrand der Brustflosse	110
Breite der Insertion der Brustflosse	20
Größte Breite der Brustflosse	60
Länge der Brustflosse	113
Unterkieferspitze — Nabel	34
Nabel — Penis	8
Penis — After	90
After — Schwanzende	235
Körperumfang über dem Scheitel	380
Körperumfang über dem vorderen Brustflossenansatz	415
Körperumfang in der Nabelgegend	390
Körperumfang in der Rückenflossengegend	280
Höhe der Rückenflosse	9
Schwanzflossenbreite direkt gemessen	155
Schwanzflossenbreite längs des hinteren Flossenrandes	180
Länge der Insertion der Flügel	80

Bei der beträchtlichen Größe des Embryos ist anzunehmen, daß er dicht vor der Geburt stand. Seine äußere Körperform ist im großen und ganzen der des erwachsenen Tieres entsprechend, natürlich abgesehen von der fetalen Krümmung. Vergleicht man die Abbildung des Embryos mit den von erwachsenen Tieren vorhandenen, z. B. mit der von Anderson (Taf. XXV, Fig. 1) gegebenen, so fällt als wesentlicher Unterschied der Mangel einer äußeren Halsregion auf, die auf letzterer Abbildung sehr deutlich ist. Man sieht dort auf dem Rücken hinter dem Hinterhaupte eine tiefe Einsenkung, die bei vorliegendem Embryo völlig fehlt. Übrigens ist sie auch auf der von Eschricht (Taf. I, Fig. 1) gegebenen Abbildung kaum vorhanden, und es wird daher wohl je nach dem Ernährungszustande des Tieres eine gewisse Variabilität herrschen. Dafür spricht, daß das Exemplar auf Andersons Tafel überhaupt viel schlanker ist als das auf der Eschrichts. Anderson (p. 147) meint freilich, daß Eschrichts Abbildung darin fehlerhaft sei, daß sie die Einbuchtung in der Nackenregion nicht angebe. Da indessen vorliegender Embryo auch keine Spur davon zeigt, dürfte meine Annahme, daß darin eine gewisse Variabilität herrscht, das Richtige treffen.

Die Länge der Schnauze von der Oberkieferspitze bis zum Stirnansatz beträgt 85 mm, verhält sich also zur gesamten Rückenlänge wie 1:10,5. Über den reichen Besatz des Kopfes mit Haaranlagen, der an diesem Embryo festgestellt werden konnte, habe ich mich bereits im ersten Teile meiner Untersuchungen an Walen (1909, p. 554) eingehender geäußert. Auf Fig. 4 sind die Haaranlagen an der Oberschnauze eingezeichnet. Nur Inia dürfte unter den Zahnwalen einen relativ noch reicheren Haarbesatz haben als Platanista. Ein höchst auffälliges Merkmal am Vorderkopfe ist ein etwa 4 mm breiter sich deutlich emporwölbender Kiel in der dorsalen Mittellinie, der die Stirn entlang zieht, um am Spritzloch zu endigen. Dieser glatte Wulst, der sich sehr deutlich von der übrigen Haut abhebt, liegt genau in der Medianen und trifft daher das etwas schräg gestellte Spritzloch nicht an dessen vorderem Ende, sondern an dessen rechter Seite.

Eine solche kielähnliche Erhebung ist meines Wissens bei Zahnwalen noch nicht beschrieben worden. Bei Bartenwalen dagegen ist sie bekannt und besonders gut ausgeprägt bei Megaptera nodosa Bonn., wo sie ich bereits bei kleineren Embryonen konstatieren konnte (s. Kapitel IV dieser Arbeit). Ein anderes für Platanista charakteristisches Merkmal ist die Gestalt und Lage des Spritzloches. Das Spritzloch stellt einen ungefähr in der dorsalen Mittellinie verlaufenden Spalt dar, der bei unserem Embryo 35 mm Länge besitzt. Der vordere Teil dieses Spaltes weicht etwas nach links ab (s. Fig. 31). Mit der eigentümlichen longitudinalen Anordnung des Spritzloches steht Platanista unter den Zahnwalen ganz vereinzelt da.

Die Asymmetrie des Kopfes macht sich äußerlich bei vorliegendem Embryo nicht nur in dem etwas nach links gedrehten Nasenspalt, sondern auch in einer leichten Biegung der Schnauze nach links bemerkbar. Dagegen ließ sich keine Krümmung der Schnauze nach oben oder unten wahrnehmen. Aus den vorhandenen Literaturangaben geht hervor, daß bei alten Tieren der vordere Teil des Schnauzenskelettes nach oben gebogen ist. Bei jüngeren Tieren verläuft die Schnauze indessen vollkommen geradlinig. Das konnte ich an dem mir zur Verfügung stehenden Schädel eines jungen Tieres bestätigen. Indessen kann, wie ANDERSON (p. 431) angibt, gelegentlich der vorderste Schnauzenteil anstatt nach aufwärts nach abwärts gebogen sein, wie das auch von Inia und Stenodelphis bekannt ist. Erwähnt werden mag noch, daß in der Länge der Schnauze ein Geschlechts-

dimorphismus existiert, indem bei weiblichen Tieren die Schnauze etwas länger ist als bei männlichen. Diese Verschiedenheiten zwischen jungen und alten, weiblichen und männlichen Tieren haben zur Aufstellung besonderer Arten und Varietäten verleitet.

Die Schnauze hat eine sehr sonderbare Form, indem sie in ihrem proximalen Teile bedeutend schmäler ist als in ihrem distalen, und zwar ist das sowohl im Oberkiefer wie im Unterkiefer der Fall. Der Unterkiefer ragt etwa 10 mm über den Oberkiefer hervor. Die Zähne sind noch nicht durchgebrochen, doch finden sich, worauf bereits Anderson aufmerksam macht, tiefe senkrecht stehende Einkerbungen, welche die einzelnen Zahnanlagen voneinander trennen, und zwar finden wir im Oberkiefer etwa 15, im Unterkiefer ebensoviele säulenförmig angeordnete Abschnitte, von denen die vordersten drei noch klein sind, während die darauf folgenden bedeutende Längen erreichen, um nach hinten allmählich wieder abzunehmen. Im Oberkiefer ist die längste Säule 12 mm lang, im Unterkiefer sogar 16 mm. An seiner schmalsten Stelle, die etwa 83 mm von dem distalen Ende entfernt ist, mißt der Oberkiefer nur 10 mm in der Breite. Von da an verbreitert sich der Gaumen ganz erheblich, und die Mundspalte zieht ein Stück weit schräg nach oben. Die Entfernung der beiden Mundwinkel voneinander beträgt 69 mm. Während die Höhe des Oberkiefers ungefähr die gleiche bleibt, ist im Unterkiefer die größte Höhe nahe dem vorderen Ende zu finden. Sie erreicht hier 26 mm, während der Hinterteil des Unterkiefers 15 mm in der Höhe mißt. Von einer Lippenbildung kann nicht gesprochen werden. Nur im hinteren Teile der Mundspalte finden sich leichte Emporwölbungen an den Mundrändern. Die Innenfläche des Oberkiefers ist nahezu platt, doch zieht sich in der Mitte eine deutliche mediane Raphe nach vorn, die kurz vor dem distalen Ende keulenförmig anschwillt und an ihrem vorderen Ende eine grubenförmige Vertiefung aufzuweisen hat. Die seitlichen Einkerbungen, welche die Zahnanlagen einschließen, gehen auf der Innenfläche des Oberkiefers nur ein Stück weit hinein. Auf der Außenfläche des Unterkiefers finden wir in der Mitte eine scharfe longitudinale Spalte, die bis kurz vor das distale Ende hinzieht. Die seitlichen Einkerbungen treten im Unterkiefer näher an die mediane Linie heran als im Oberkiefer. Auffällig klein ist die Zunge, die eine sehr feste Konsistenz aufzuweisen hat.

Vom Mundwinkel 24 mm entfernt liegt ziemlich weit nach oben situiert das Auge. Die Augenspalte ist nur 3 mm lang

und umgeben von ein paar längsovalen Hautfalten, die man als Augenlider ansehen kann. Die äußere Ohröffnung ist sehr schwierig zu sehen. Sie ist eine sehr kleine Grube, die 20 mm hinter dem hinteren Ende der Augenspalte ungefähr in gleicher Höhe wie diese liegt.

Von den Brustflossen ist folgendes zu berichten. Ihre Gestalt ist sehr abweichend von der anderer Zahnwale und kann als schaufelförmig bezeichnet werden (s. Taf. IIIb, Fig. 33). Nur Stenodelphis Blainvillei kommt eine ähnliche Brustflosse zu. Während sie an ihrer Insertion nur 26 mm breit ist, mißt sie kurz vor dem distalen Ende 61 mm Breite. Der Vorderrand ist leicht gebogen, während der Hinterrand gestreckter verläuft. Die Dicke der Flosse ist an beiden Rändern ziemlich die gleiche, nimmt aber nach dem distalen Ende zu allmählich ab. Der distale Rand weist drei tiefe Einkerbungen auf, zwischen denen die vier längsten Fingerstrahlen liegen. Am äußersten Ende treten diese Fingerstrahlen aus der Haut etwas empor.

Sehr auffällig erscheint das Vorkommen von Hautfalten, die um die Spitze jedes Fingers herumziehen, so daß der Anschein erweckt wird, als ob durch das Längenwachstum des Fingers die Haut vorgeschoben ist. Sowohl an der Ober- wie an der Unterseite ist das deutlich wahrnehmbar. Jedenfalls zeigen diese Hautfalten an, daß die Finger in embryonaler Zeit schneller wachsen als die sie einhüllende Haut. Auch in der Abbildung eines Fetus von Platanista, welche Anderson (Taf. XXXI, Fig. 1) gegeben hat, lassen sich, wenn auch undeutlich, schwache Einkerbungen des distalen Flossenrandes wahrnehmen, und auch dem erwachsenen Tiere fehlen sie nicht ganz, wie Taf. XXV von Anderson zeigt. Dagegen ist in der Abbildung von Eschricht (Taf. I, Fig. 1) der distale Flossenrand nicht eingekerbt. Jedenfalls erhellt daraus, daß die Umhüllung des Handskelettes noch in später embryonaler Zeit vervollständigt wird.

Die Rückenflosse ist deutlich entwickelt. Es ist mir ganz unverständlich, wie Beddard (1900) seine Diagnose der Gattung Platanista mit den Worten beginnen kann: „There is no dorsal fin.“ Zeigen doch die Abbildungen von Eschricht und Anderson die Rückenflosse deutlich genug. Möglicherweise hat sich Beddard zu seiner Behauptung verleiten lassen durch die Diagnose, welche Flower (1866, p. 133) von der von ihm aufgestellten Familie der Platanistidae gibt und die den Satz enthält: „Dorsal fin rudimentary“. Man ersieht hieraus, welchen Irrtümern selbst

ein so geschickter Autor wie BEDDARD ausgesetzt sein kann, wenn ihm die eigene Anschauung mangelt.

Die Rückenflosse des verliegenden Embryos erhebt sich bis zu einer Höhe von 9 mm, bei einer Länge ihrer Basis von 75 mm. Die Basis wird von der umgebenden Körperoberfläche durch zwei schmale, aber tiefe Längsfurchen getrennt, die sich der ganzen Ausdehnung der Basis der Rückenflosse entlang ziehen. Nach außen davon finden sich noch zwei damit parallel laufende, bedeutend längere, gleichfalls tiefe Furchen, die sich sowohl kranialwärts wie kaudalwärts erstrecken.

Das Tier ist männlichen Geschlechts. Der Penis liegt in einer umfangreichen Tasche, deren Vordergrund nur ein paar Millimeter vom Hinterrand des Nabels entfernt ist. Über den Bau des Penis habe ich bereits 1909, p. 575 berichtet. Vom Hinterrand der Penistasche bis zum After sind es 84 mm. Eine deutliche Raphe verläuft in der Medianlinie, die Afteröffnung in der Mitte treffend, dagegen die Penistasche etwas auf der rechten Seite berührend. Zitzenrudimente vermochte ich nicht aufzufinden, trotzdem die Körperwand in dieser Region gut erhalten war. Die Schwanzregion ist seitlich stark zusammengedrückt und hat einen dorsalen und einen ventralen medianen Kiel aufzuweisen. Beide Kiele verlaufen bis zur äußersten Schwanzspitze. Die Schwanzflosse inseriert in einer Länge von 84 mm und hat an ihrem distalen Ende eine direkte Breite von 140 mm aufzuweisen. Die beiden Schwanzflossenflügel scheinen annähernd die gleiche Breite zu haben. Doch ist die Insertion des rechten Schwanzflossenflügels etwas nach abwärts, die des linken Flügels etwas nach aufwärts gerichtet, wie ich das bereits früher (Anat. Anz. 1908) beschrieben habe.

Vergleichen wir die vorstehende Beschreibung der äußeren Körperform dieses Embryos mit den vorhandenen Literaturangaben, besonders denen von ANDERSON, so ergeben sich nicht unbeträchtliche Abweichungen.

c) Über die äußere Körperform eines Embryos vom Pottwal (Physeter catodon L.)

(Taf. IIIb, Fig. 34, 35 u. 36; Taf. IIIc, Fig. 38.)

Von Herrn Professor H. OSBORN in New York erhielt ich dankenswertester Weise den Embryo eines Pottwales zur Untersuchung, der von Herrn R. ANDREWS im Jahre 1910 erworben

worden war. Um weiteres embryologisches Material von dieser jetzt schon seltenen Walart zu erhalten, habe ich mich mit Pottwalfängern in New-Bedford in Verbindung gesetzt, bis jetzt aber sind meine Bemühungen resultatlos geblieben. Da es sehr fraglich ist, ob ich in den Besitz weiteren Materials kommen werde, will ich nicht länger zögern, eine Beschreibung der äußeren Körperform des vorliegenden Embryos zu geben, zuvor aber ein paar Bemerkungen über die Körperform des erwachsenen Tieres machen. In dem klassischen Werke von Beale (1839) über den Pottwal und seinen Fang, wie auch in anderen Werken aus älterer Zeit erscheinen Beschreibung und Abbildungen der äußeren Körperform dieses Tieres nicht recht befriedigend. Erst Pouchet und Chaves (1890) sowie Pouchet und Beauregard (1892) haben an der Hand photographischer Abbildungen diese Lücke ausgefüllt und eingehende und exakte Beschreibungen gegeben. In einer vor kurzem („Science" 1910) erschienenen Notiz über einen großen Pottwal, der an der Küste von Texas gestrandet war, liefert Newman einige Maße, aus denen übrigens hervorgeht, daß dieses Exemplar das größte ist, von welchem exakte Messungen vorliegen, Die direkte Länge dieses männlichen Tieres betrug von der Schnauzenspitze bis zum Schwanzende 63 Fuß 6 Zoll. Zwar spricht Beale (p. 15 und 17) von einem 84 Fuß langen Pottwal. Doch bereits W. Flower bezweifelt diese Angabe, und nach Beddard (1900, p. 201) läßt sich durch einen Vergleich verschiedener Skelette alter Tiere feststellen, daß 55 Fuß, möglicherweise 60 Fuß die äußerste Länge eines männlichen Pottwales darstellen. Diese Grenze wird durch das Exemplar von Texas auf $63^1/_2$ Fuß verschoben.

Pouchet und Chaves weisen darauf hin, daß der Vorderkopf eine andere Gestalt habe, als meistens angegeben wird. Es soll nämlich das Vorderende des Kopfes durchaus nicht abgeplattet und gewissermaßen viereckig zugeschnitten sein, sondern mehr abgerundet. Das ist aus den beigegebenen Photographien klar zu ersehen. Wenn man aber die Abbildung, Taf. III, Fig. 38, betrachtet, die das oben erwähnte Texasexemplar darstellt, so sieht man ein ganz anderes Bild, indem die Vorderfläche des Kopfes völlig abgeplattet ist. Nach Newwan beträgt der dorsoventrale Durchmesser dieser Abplattung 10 Fuß und 4 Zoll. Danach sind also Beales (1839), Scammons (1874) und Turners (1872) Abbildungen doch nicht von vornherein als falsch zu bezeichnen, wie das Pouchet und Chaves tun. Es existieren

vielmehr allem Anscheine nach zwei verschiedene Kopfformen bei den Pottwalen, eine mit vorn abgeplattetem und eine mit vorn abgerundetem Vorderkopf. Wenn ich auf diese Tatsache aufmerksam mache, so will ich nur zu weiteren Beobachtungen anregen. Durchaus müßig erscheint es mir, schon jetzt auf verschiedene Rassen oder gar Arten zu schließen, ebenso gut kann die Form des Vorderkopfes ein variabler Charakter oder eine Alterserscheinung sein. Dafür spricht auch das Vorkommen von Übergängen zwischen beiden Kopfformen. So gibt HENTSCHEL (Zool. Anz. 1910, p. 42) die Abbildung des Vorderkopfes eines 17,40 m langen männlichen Pottwales und schreibt dazu: „Die Stirnfläche, die fast eben ist, biegt also etwa 74 cm über der Rostralgrube in die ungefähr senkrecht dazu stehende Kopfdecke um, natürlich allmählich und nicht in so scharfem Winkel, wie es die meisten Abbildungen zeigen. Jedoch steht die Stirnfläche senkrecht zur Hauptachse des Körpers.“

Aus der Abbildung des Pottwales von Texas, die ich Taf. IIIc, Fig. 38 wiedergebe, geht ferner hervor, daß der Vorderkopf weit über die Unterkieferspitze vorragt. Nach NEWMANS Messungen beträgt die Entfernung vom Mundwinkel zum Ende der Schnauze 17 Fuß 1 Zoll, zum Ende des Unterkiefers aber nur 10 Fuß 10 Zoll, so daß also der obere Schnauzenteil über den Unterkiefer noch 6 Fuß 3 Zoll vorragt. Das stimmt auch mit den Angaben und Abbildungen von POUCHET und CHAVES überein, die von einem Exemplar von $15^1/_2$ m Länge berichten, daß der Vorderkopf nahezu 2 m über die Unterkieferspitze vorragt. HENTSCHEL (1910, p. 421) gibt 1,67 m für sein Exemplar an.

Vergleicht man mit diesen Angaben andere Abbildungen, so z. B. die SCAMMONS (1874 [Taf. XIV]) oder die, welche HJORT vom Pottwal veröffentlicht hat (Fiskeri og Hvalfangst i det nordlige Norge. Bergen 1902, fig. 45, p. 122), so ist man erstaunt, daß bei diesem der Unterkiefer sich nahezu ebensoweit nach vorn erstreckt wie der obere Teil des Vorderkopfes. Auch LILLIE (1912, p. 788) gibt eine Zeichnung vom Vorderkopf eines männlichen Pottwales, in welcher der Unterkiefer nur unwesentlich kürzer ist. Hier sehen wir also wiederum eine erhebliche Differenz. Bei manchen Exemplaren ragt der Vorderkopf bis 2 m über die Unterkieferspitze vor, bei anderen ist das anscheinend nicht der Fall. Das scheint ein ganz wesentlicher Unterschied zu sein, der zur artlichen Trennung berechtigen könnte. Trotzdem glaube ich davon absehen zu sollen, aus der Erwägung heraus, daß bei

allen Pottwalen der knöcherne Unterkiefer und der knöcherne Oberkiefer annähernd gleichweit vorragen und daß der vor dem letzteren gelegene, zum Teil mit Spermaceti gefüllte Teil eine erst spät in Erscheinung tretende Erwerbung ist, die in ihrer Ausbildung großen Schwankungen unterworfen sein kann. Auch ist zu bemerken, daß dieses Vorspringen des Vorderkopfes nicht im Zusammenhang mit dessen Abplattung am Vorderende steht, denn sie ist sowohl an den Exemplaren von POUCHET und CHAVES mit abgerundetem Vorderende, wie an dem Exemplar von Texas mit abgeplattetem Vorderende zu bemerken. Das von LILLIE abgebildete Exemplar dagegen scheint, soweit sich nach der etwas kümmerlichen Zeichnung urteilen läßt, auch ein abgeplattetes Vorderende zu besitzen, dabei aber einen fast ebensoweit nach vorn ragenden Unterkiefer. Ebenso hat SCAMMON (1874, Taf. XIV) einen Pottwal mit abgeplattetem Vorderkopfe und weit nach vorn reichendem Unterkiefer gezeichnet. Vielleicht ist die starke Ausbildung des Vorderkopfes und dessen Vorragen über den Unterkiefer eine nur bei alten Tieren auftretende Erscheinung, ebenso wie die Abplattung der Stirnfläche, vielleicht haben wir aber hier nur stark variable Bildungen vor uns.

Schließlich möchte ich noch einer eigentümlichen Bildung am Kopfe erwachsener Pottwale Erwähnung tun, von der POUCHET und BEAUREGARD sowie POUCHET und CHAVES berichten. Es ist das eine tiefe Grube, welche sich seitlich links vom Spritzloch befindet.

HENTSCHEL (1910: Über einen bei Neufundland gefangenen Pottwal. Zool. Anz., Bd. XXXVI, p. 420) erwähnt diese Bildung ebenfalls und nennt sie „Rostralgrube". Er gibt an, daß sie 6 cm lang ist, an der Vorderfläche des Kopfes in der Mittelebene liegt, 107 cm vom Vorderende des Spritzloches entfernt, und vermutet, daß sie ein Sinnesorgan ist. Auch LILLIE (1912, p. 778) hat bei einem der beiden Pottwale, die er untersuchen konnte, eine Grube von 2 Zoll Tiefe und 5 Zoll Länge gefunden, die in der Längsrichtung und in gerader Linie mit dem Spritzloch vorhanden war. Er hält sie für das Rudiment einer ehemaligen Nasenöffnung, die weiter zurücklag als die des jetzigen Spritzloches!

Wenden wir uns nunmehr dem vorliegenden Embryo zu. Beschreibungen der äußeren Körperform von Pottwalembryonen sind mir aus der Literatur nicht bekannt. Zunächst lasse ich einige Maße folgen.

Die Gesamtlänge des Embryos betrug, über den Rücken gemessen, von der Schnauzenspitze bis zur Mitte des Schwanzes	740	mm
Schnauzenspitze bis Mundwinkel	75	„
Unterkieferspitze bis Mundwinkel	64	„
Direkte Breite von einem Mundwinkel zum anderen	75	„
Entfernung vom Mundwinkel bis zum Vorderrande der Augenspalte	55	„
Breite der Augenspalte	9	„
Höhe des Unterkiefers in der Region der Mundwinkel	38	„
Höhe des Oberkiefers in der Gegend der Mundwinkel	102	„
Von der Schnauzenspitze bis zum Spritzloch	80	„
Von der Schnauzenspitze bis zum Vorderende der Rückenflosse	34	„
Länge der Basis der Rückenflosse	50	„
Höhe der Rückenflosse	6	„
Hinterrand des Auges bis Gehöröffnung	42	„
Mundwinkel bis Vorderrand der Brustflosse	63	„
Breite der Brustflosse an der Insertion	36	„
Länge der Brustflosse, am Vorderrand gemessen	72	„
„ „ „ „ Hinterrand „	53	„
Größte Breite der Brustflosse in der Mitte	385	„
Länge des Unterkiefers bis zu der die Mundwinkel verbindenden geraden Linie	65	„
Unterkieferspitze bis Vorderrand des Nabelstranges	246	„
Durchmesser des Nabelstranges	26	„
Hinterrand des Nabelstranges bis zur weiblichen Geschlechtsöffnung	70	„
Weibliche Geschlechtsöffnung bis Mitte der Schwanzflosse	210	„
Länge der Schwanzflosseninsertion	75	„
Größte direkte Breite der Schwanzflosse	140	„

Der Embryo ist weiblichen Geschlechts. Der Körper zeigt kaum eine fötale Krümmung (s. Taf. IIIb, Fig. 34). Der Kopf ist durch eine ventrale Furche noch deutlich vom Rumpfe abgesetzt. Die Schnauze erscheint sehr kurz. Die Länge der Mundspalte, vom Unterkieferende bis zum Mundwinkel gemessen, beträgt nur 62 mm, und die direkte Breite des Unterkiefers von Mundwinkel zu Mundwinkel 71 mm. Der Unterkiefer verjüngt sich dann plötzlich sehr stark und mißt etwa in der Mitte seiner Länge

nur noch 27 mm in direkter Breite. Der Vorderkopf steigt nur ein kurzes Stück steil in die Höhe, ist aber im weiteren Verlaufe abgerundet und ist dem Kopfe des erwachsenen Tieres recht unähnlich. Von beiden Seiten her ist er stark abgeplattet und sein Vorderrand ist nahezu keilförmig zugespitzt. Es ergibt sich daraus, daß die merkwürdige und für den Pottwal so charakteristische Kopfform erst eine relativ späte Erwerbung ist. Der Unterkiefer ist deutlich kürzer als die Schnauze (s. Taf. III b, Fig. 35). Das Spritzloch ist von dem Vorderende des Oberkiefers 77 mm entfernt und stellt einen 11 mm breiten Spalt dar, der aber stark schräg gestellt ist, indem sein rechtes Ende bedeutend weiter nach vorn liegt als das linke. Leider ist die linke Seite des Kopfes etwas verdrückt, so daß sich nicht mit Sicherheit entscheiden läßt, ob die von neueren Autoren erwähnte Rostralgrube bereits angelegt ist.

Dagegen kann mit Sicherheit festgestellt werden, daß die vom erwachsenen Tiere beschriebenen Kehlfurchen bei diesem Embryo nicht vorhanden sind. Meist werden zwei Kehlfurchen erwähnt, dagegen hat HENTSCHEL (1910, p. 422) sieben z. T. ziemlich tiefe Längsfalten beschrieben, und ihre gegenseitigen Lagebeziehungen bildlich wiedergegeben. Da diese Bildungen bei dem relativ großen Embryo nicht angelegt sind, kann man daraus nur schließen, daß sie späte Erwerbungen sind, vielleicht aber auch, daß sie nur männlichen Tieren zukommen, da vorliegender Embryo weiblichen Geschlechts ist. Letzteres müßte aber erst noch durch weitere Beobachtungen bestätigt werden. Trotz sorgfältigstem Nachforschens konnte an dem vorliegenden Embryo keine Spur von Haaranlagen gefunden werden.

Der Vorderrand der Augenspalte liegt 54 mm von den Mundwinkeln entfernt, und die sehr schmale Augenspalte hat eine Länge von 9 mm. Eine äußere Ohröffnung ließ sich nur mit großer Schwierigkeit, 42 mm kaudalwärts von dem Hinterrand der Augenspalte entfernt, auffinden. Die Brustflosse ist relativ klein. Sie mißt in der Länge 68 mm. Die Breite ihrer Insertion ist 29 mm, und ihre größte Breite erreicht sie ungefähr in der Mitte der Länge mit 37 mm. Sie endigt stumpf abgerundet. Der fast geradlinige Vorderrand ist viel dicker als der zugeschärfte Hinterrand. Eine Rückenflosse ist deutlich entwickelt und hat eine Länge ihrer Basis von 50 mm, eine Höhe von 6 mm. Das Tier ist weiblichen Geschlechts. Die weibliche Geschlechtsöffnung liegt vom Hinterrand des Nabels 65 mm entfernt. Stark entwickelt sind die beiden seitlich von

der weiblichen Geschlechtsöffnung gelegenen Mammarorgane mit je einem Längsschlitz von 4 mm Länge. After und Geschlechtsöffnung sind nicht voneinander getrennt (s. Taf. IIIb, Fig. 36). Die Schwanzflosse inseriert am Schwanze in einer Länge von 70 mm und hat eine direkte Gesamtbreite am hinteren Rande von 140 mm aufzuweisen. Die mediane Kerbe ist sehr tief. Der linke Schwanzflossenflügel mißt in der Breite 74 mm, der rechte 79 mm, so daß also auch hier, wie bei so vielen anderen Walembryonen, der rechte Schwanzflossenflügel etwas breiter ist als der linke.

Im großen und ganzen macht der Embryo mehr den Eindruck eines Delphinembryos als den eines Pottwales, und es ergibt sich, daß charakteristische Merkmale des erwachsenen Tieres, insbesondere die mächtige Ausbildung des Vorderkopfes späte Neuerwerbungen sein müssen, da sie bei diesem relativ großen Embryo noch nicht vorhanden sind.

d) Die äußere Körperform eines Embryos von Sotalia guianensis. (van Ben.)

(Taf. IIIb, Fig. 37)

Unter dem Namen Steno guianensis erhielt ich durch freundliche Vermittlung des Herrn Kollegen Lampert aus dem Kgl. Naturalienkabinett in Stuttgart einen größeren Embryo, dessen äußere Körperform hier etwas eingehender beschrieben werden soll. Ich lasse zunächst eine Anzahl der wichtigsten Maße folgen. Die direkte Körperlänge von der Schnauzenspitze bis zum Schwanzende beträgt 490 mm und die Länge, über den Rücken gemessen, 590 mm. Der Kopf ist nur sehr wenig zum Rumpfe geneigt und auch die fötale Krümmung des Schwanzes ist nahezu verschwunden. Der Embryo hat also im großen und ganzen die Gestalt des erwachsenen Tieres angenommen (s. Taf. IIIc, Fig. 37). Die Oberschnauze ist durch eine kräftige Furche sehr deutlich von der Stirn abgesetzt. Die Entfernung der Schnauzenspitze bis zu der Stirnfurche beträgt 38 mm. Von da bis zum Spritzloch sind es 73 mm. Vom Spritzloch zum Beginn der Rückenflosse sind es 192 mm. Die Länge der Basis der Rückenflosse beträgt 107 mm und von da bis zum Schwanzende sind es noch 168 mm. Die Länge der Mundspalte beträgt 88 mm. Die Mundspalte ist schwach S-förmig gekrümmt. Am Stirnansatz hat die Schnauze eine direkte Breite von 30 mm. Der Unterkiefer hatte an den Mundwinkeln eine direkte Breite von 76 mm. Die Gesamt-

höhe beträgt in der Region des Spritzloches 89 mm, an der Vorderinsertion der Brustflosse 108 mm, in der Nabelregion 102 mm, am Ende der Rückenflosse 78 mm und am Beginn der Schwanzflosse 40 mm. Die Nasenöffnung ist sehr breit und halbmondförmig gestaltet. Ihre beiden Enden stehen 16 mm weit voneinander. Die Nasenöffnung liegt genau in der Mittellinie, doch erscheint das linke Horn etwas nach von gezogen. Die Augenöffnung ist ein sehr schmaler Spalt, der 16 mm von dem Mundwinkel beginnt und eine Länge von 8 mm aufzuweisen hat. Vorn auf der Oberschnauze finden sich deutliche Haaranlagen, und zwar stehen jederseits des Oberkiefers sieben Haare in einer Reihe und unter dem zweiten und dritten Haar nach dem Kieferrande zu befand sich noch ein weiteres achtes Haar. Die Haare sind kurze Borsten von einigen Millimetern Länge und von gelbbrauner Farbe.

Eine äußere Ohröffnung konnte ich trotz allen Suchens nicht auffinden. Die Brustflosse ist etwa sichelförmig gestaltet und hat eine Länge von 88 mm, an der Basis eine Breite von 31 mm. Die größte Breite liegt etwa in der Mittte der Brustflosse und beträgt 43 mm. Der Vorderrand der Brustflosse ist dick und abgerundet, der Hinterrand dagegen zugeschärft. Nur ganz schwach treten am distalen Ende die Fingerstrahlen aus der umhüllenden Haut hervor. Sehr stark entwickelt ist die Rückenflosse. Bei einer Basis von 108 mm erreicht sie eine Höhe von 46 mm. Der dickere Vorderrand ist schwach konvex gewölbt, der zugeschärfte Hinterrand leicht konkav eingebogen. Dorsal wie ventral findet sich ein deutlicher medianer Kiel, der sich bis nahezu zum Schwanzende fortsetzt. Der Hinterrand des Nabels ist vom Vorderrand der Penistasche 25 mm entfernt. Der Hinterrand der großen Penistasche zeigt vom After eine Entfernung von 26 mm. Die beiden Zitzenrudimente, welche etwa 2 mm voneinander entfernt sind, stehen vor dem After in einer Entfernung von 8,5 mm. Die Schwanzflosse inseriert sich am Schwanze in einer Länge von 5,7 mm. Die direkte Entfernung der beiden Schwanzflossenenden voneinander beträgt 145 mm. Der rechte Schwanzflossenflügel ist 7,9 mm breit, der linke Schwanzflossenflügel 7,3 mm. Der Schwanz ist sehr tief eingekerbt und sein zugeschärfter Hinterrand ist leicht wellig gestaltet. Ich habe eine Beschreibung und Abbildung der äußeren Körperform dieses Embryos gegeben, weil eine genügende Beschreibung der äußeren Körperform des erwachsenen Tieres dieser seltenen Art noch aussteht.

Verzeichnis der zitierten Literatur.

1820 Scoresby, W., An Accouut of the Arctic Regions and of the Whale Fishery. Edinburgh.

1839 Beale, The Natural History of the Sperm-Whale.

1849 Eschricht, D. F., Zoologisch-anatomisch-physiologische Untersuchungen über die nordischen Waltiere. Leipzig.

1851 Ders, Om Gangesdelphinen. Vidensk. Selsk. Skr. S. Raekke naturv. og math. Afd., Bd. II.

1861 Eschricht u. Reinhardt, „Om Nordhvalen (Balaena mysticetus L.). Vidensk. Selsk. Skr. s. Raekke naturv. og math. Afd., Bd. V.

1864 van Beneden, P., Mém. Couron. Acad. Roy. Belgique XVI.

1872 Turner, W., Additional Notes on the Occurrence of the Sperm-Whale in the Scottish Seas. Proc. Roy. Soc. Edinburgh.

1874 Scammon, The Marine Mammals of the Northwestern Coast of North America. San Francisco.

1878 Anderson, Anatomical and Zoological Researches and Zool. Results of the Yunnan Expeditions. London.

1890 Pouchet u. Chaves, Des formes exterieures du Cachalot. Journ. de l'Anatomie.

1892 Pouchet u. Beauregard, „Recherches sur le Cachalot. Nouv. Arch. du Mus. 3. Sér.

1900 Beddard, E. E., Book of Whales. London.

1902 Hjort, Fiskeri og Hvalfangst i det nordlige Norge. Bergen.

1910 Newman, H. H., A large Sperm-Whale captured in the Texas Waters. Science 31.

1910 Hentschel, E., Über einen bei Neu-Finnland gefangenen Pottwal. Zool. Anz., Bd. XXXVI.

1910 Lillie, D. G., On the Anatomy and Biology of the larger Cetacea. Proc. Zool. Soc. London.

1911 Lahille, F., Notes sur les dimensions du stenodelphis Blainvillei. Rev. del Musco de la Plata, t. IX.

VI. Kapitel.

Zur Kenntnis des Mesoplodon bidens (SOW.).

(Unter teilweiser Mitwirkung von Dr. H. HANKE.)

(Taf. III c.)

a) Äußere Körperform.

Obwohl der Wal SOWERBYS zu den seltenen Walarten gerechnet wird, existiert doch eine verhältnismäßig reiche Literatur über ihn. Insbesondere ist es das Skelett, welches zu wiederholten Malen eingehende Beschreibungen erfahren hat. Dagegen ist in der äußeren Morphologie wie im anatomischen Bau noch manches unbekannt, und bei der Seltenheit des Materiales dürfte ein Beitrag zur Ausfüllung dieser Lücken willkommen sein.

Das folgenden Untersuchungen zugrunde gelegte Exemplar ist das erste, welches an Deutschlands Küste erbeutet worden ist, und ich habe bereits im Zoologischen Anzeiger, Bd. XLIII, p. 84, einen kurzen Bericht darüber erstattet. Es war am 22. Juli 1913 an der Greifswalder Oie erlegt worden und kam nach mancherlei Schwierigkeiten in meinen Besitz, nachdem es bereits vergraben worden war. Glücklicherweise hatte der Moorboden, in den es verscharrt worden war, einen weiteren Zersetzungsprozeß aufgehalten, so daß der Kopf mit seinen Weichteilen und ebenso die Brustflossen noch nachträglich in Formol konserviert werden konnten.

Die anatomische Untersuchung des Ohres und der Nase hat mein Schüler Herr Dr. HANKE unter meiner Leitung ausgeführt.

Es war ein junges weibliches Tier von 3,80 m Rückenlänge. Zunächst sollen einige Maße in Millimetern gegeben werden:

Gesamtlänge über den Rücken	3800 mm
Länge der Brustflosse, am Vorderrand gemessen . .	310 „
„ „ „ am Hinterrand gemessen . .	180 „
Vom Humerusende bis zur Brustflossenspitze . . .	340 „
Insertionsbreite der Brustflosse	120 „
Größte Breite in der Region des Carpus	90 „
Gesamtbreite der Schwanzflosse	750 „
Direkte Länge des Kopfes von der Schnauzenspitze zu den Kondylen	610 „

Größte Breite des Kopfes	280 mm
Breite in der Region des Spritzloches	250 „
Größte Höhe des Kopfes	310 „
Länge des Oberschnabels bis zum Stirnansatz	250 „
Vom Stirnansatz zum Spritzloch	195 „
Vom Spritzloch bis zum Kopfende über dem Foramen magnum	230 „
Direkte Entfernung der Oberkieferspitze zum Mundwinkel	240 „
Breite des Oberkiefers vorn	30 „
Breite des Oberkiefers, in der Region der Mundwinkel direkt gemessen	118 „
Breite des Oberkiefers, über die Oberfläche gemessen	150 „
Direkte Entfernung der Unterkieferspitze zum Mundwinkel rechts	245 „
Direkte Entfernung der Unterkieferspitze zum Mundwinkel links	250 „
Direkte Breite des Unterkiefers vorn	37 „
Direkte Breite des Unterkiefers in der Region der Mundwinkel, direkt	125 „
Direkte Breite des Unterkiefers über die Oberfläche gemessen	295 „
Entfernung des Mundwinkels zur Augenspalte	180 „
Länge der Augenspalte	27 „
Vom Hinterende der Augenspalte zur äußeren Öffnung des Gehörganges	56 „
Breite des Spritzloches, direkt gemessen	63 „
Entfernung des Spritzloches vom rechten Mundwinkel	189 „
„ „ „ „ linken Mundwinkel	184 „

Der Körper ist schlank und der Kopf spitzt sich nach vorn zu (s. Taf. IIIc, Fig. 39). Die größte Dicke erreicht der Körper etwas hinter den Brustflossen. In der hinter der Rückenflosse gelegenen Region erscheint er seitlich komprimiert und bildet auf der dorsalen wie der ventralen Medianlinie einen zwischen die Schwanzflossenflügel hineinziehenden Kiel. Haaranlagen waren trotz eifrigen Suchens nicht aufzufinden. Über die äußere Form des Kopfes gibt die Abbildung (Taf. IIIc, Fig. 40) Aufschluß. Sie ist, wie Fig. 39 auch, nach einer photographischen Aufnahme des frisch erlegten Tieres angefertigt, die von Herrn M. Arnhold in Heringsdorf aufgenommen worden war. Eine leichte Depression der dorsalen Seite deutet die Nackenregion an. eine zweite findet sich in der

Umgebung des Spritzloches. Die flache Stirn geht in einem leichten konkaven Bogen in die schmale Schnauze über. Der Oberkiefer ist an seinem distalen Ende schwach ventralwärts eingekrümmt, während der Unterkiefer, der etwas über die Oberkieferspitze vorragt, völlig gestreckt verläuft. Zähne sind äußerlich nicht zu bemerken, erst durch Präparation lassen sich am Unterkiefer zwei seitlich abgeflachte, mit ihrer scharfen Spitze nach hinten gerichtete Zähne wahrnehmen, die später noch genauer beschrieben werden sollen. Der linke Zahn ist 152 mm von der Unterkieferspitze, 100 mm vom Mundwinkel entfernt, der rechte Zahn 154 mm von der Unterkieferspitze und 80 mm von dem Mundwinkel. Die Mundwinkel liegen also asymmetrisch, indem der linke 17 mm weiter von der Unterkieferspitze entfernt ist als der rechte.

Die Innenfläche des Unterschnabels ist leicht ausgehöhlt, und in diese durch die ganze Länge verlaufende breite Furche paßt der in gleicher Weise vorgewölbte Oberschnabel völlig hinein. Die Ränder des Unterschnabels bilden leicht gewölbte, nicht scharf abgesetzte Leisten, während die des Oberschnabels durch eine deutliche, wenn auch flache Rinne schärfer vom mittleren Teile abgesetzt sind, und als Lippenbildungen angesprochen werden können. Die Zunge ist kurz und dick, mit einer kräftigen Unterzunge versehen und ihre Spitze liegt 210 mm von der Spitze des Unterkiefers entfernt. Weder im Unter- noch im Oberschnabel konnten weitere, wenn auch rudimentäre Zahnanlagen aufgefunden werden.

Das Spritzloch liegt in der Medianlinie und stellt einen nach vorn konkaven Bogen dar, dessen rechtes Ende etwas weiter nach vorn ragt als das linke. Das Auge liegt etwas unterhalb der Linie, welche man als Verlängerung der Mundspalte ziehen kann, und die äußere Ohröffnung liegt noch etwas tiefer ventralwärts. An der Ventralseite des Unterschnabels verlaufen zur Kehle hin ein Paar sehr deutlicher und tiefer Furchen. Sie beginnen 230 mm von der Unterkieferspitze und hier sind ihre Enden 20 mm von einander entfernt. Dann verlaufen sie annähernd geradlinig, nur ein wenig nach innen gebogen, kaudalwärts und ihre hinteren Enden stehen 140 mm voneinander entfernt. Nach außen von diesen beiden Furchen finden sich zwei schwächere, von denen die der linken Seite nur in ihrem hinteren Abschnitt erkennbar ist, während die der rechten Seite 130 mm von der Unterkieferspitze beginnt und ungefähr parallel mit der inneren

in einer durchschnittlichen Entfernung von 35 mm, in einer Länge von 200 mm verläuft.

Über die äußere Form der Brustflossen ist folgendes zu berichten. Die Brustflossen sind sehr schräg kaudalwärts inseriert und auch die Breite ihrer Insertion ist viel größer als die größte Breite der Flosse selbst, die in der Gegend des Carpus liegt und 90 mm mißt. Nahe der Insertion verschmälert sich die Brustflosse etwas. Sie hat nahezu eine gestreckte Form. Der Vorderrand ist nur ganz wenig gewölbt und das Ende ist abgerundet. In seinem proximalen Teile ist der Vorderrand der Brustflosse ziemlich dick, etwa 40 mm. Nach der Spitze zu nimmt diese Dicke rasch ab. Über ihre äußere Form orientieren die Röntgenaufnahmen (Taf. IIIc, Fig. 41 u. 42).

Im Verhältnis zur Gesamtlänge erscheint die Brustflosse auffällig klein; die Verhältniszahl beträgt 1:12,3.

Da mir die übrigen Teile des Wales, mit Ausnahme des Skelettes, nicht vorlagen, kann ich über die äußere Körperform nichts weiter berichten und will nur noch die Farbe angeben. An dem mir vorliegenden Kopfe ist die dorsale Seite dunkel schiefergrau bis blauschwarz, die ventrale Seite heller, aber nicht weiß. Vom übrigen Körper wurde mir das Gleiche angegeben.

Ich gehe nunmehr zu einem Vergleiche mit den in der Literatur beschriebenen Exemplaren von Mesoplodon bidens über. In meiner Mitteilung im Zoologischen Anzeiger hatte ich, auf den Angaben früherer Autoren fußend (siehe Japha 1908), die Zahl der bekannten Exemplare dieser Art auf 16 angegeben. Eine genaue Durchsicht der Literatur hat mir indessen ergeben, daß insgesamt nicht weniger als 32 Exemplare — allerdings manche nur sehr unvollständig — bekannt sind. Dabei habe ich jene als Mesoplodon bidens beschriebenen zwei Exemplare von der Ostküste Nordamerikas ausgelassen, die nach den neuesten Forschungen Fr. W. Trues zu M. europaeus zu rechnen sind, während ein drittes Exemplar gleichfalls von der Ostküste Nordamerikas wahrscheinlich zu M. densirostris gehört. Manche der aufgeführten Exemplare sind nur sehr unvollkommen beschrieben, entweder nur das Skelett, oder auch nur der Schädel, und vor allem fehlt es noch an einer genügenden Kenntnis der äußeren Körperform, so daß die hier gegebene, wenn auch unvollständige Beschreibung, wie die photographischen Abbildungen eine empfindliche Lücke wenigstens zum Teil, ausfüllen werden.

In einer Tabelle habe ich versucht sämtliche bis jetzt beschriebenen oder doch erwähnten Exemplare von Mesoplodon bidens zusammenzustellen und gleichzeitig die vorhandenen Maße gegeben, die in Millimeter umgerechnet worden sind.

Von den 33 Exemplaren von Mesoplodon bidens ist bei dreien das Geschlecht unbekannt (Nr. 7, 18 und 32), bei einem zweifelhaft (Nr. 21), von den übrigen 29 Exemplaren sind 19 männlichen und 10 weiblichen Geschlechts. Das Verhältnis der männlichen zu den weiblichen Tieren ist also nahezu 2 : 1. Ob das aber für die gesamte Individuenzahl der Art gilt, wage ich nicht zu entscheiden. Sämtliche Fundorte liegen an den europäischen Küsten des nordatlantischen Ozeans, der Nordsee und der westlichen Ostsee, nur Nr. 7 macht eine Ausnahme, da es von Nantucket stammt. Es darf aber nicht verschwiegen werden, daß von diesem Exemplar nur der Schädel existiert. Andererseits hat sich ganz neuerdings eine Autorität, wie Fr. W. True (1910, p. 4) rückhaltlos für die Zugehörigkeit zu M. bidens ausgesprochen so daß wir als Wohnbezirk des Mesoplodon bidens den nördlichen Atlantischen Ozean bis zur amerikanischen Küste ansehen können. Der südlichste Punkt in Europa ist Cap Breton, der nördlichste sind die Shetlandsinseln, und an der Ostküste Nordamerikas ist Nantucket bis jetzt der einzige Fundort. Bei weitem die meisten Fundstellen liegen an den Küsten Schottlands, von wo 11 Exemplare aufgezählt werden. Bis in die Ostsee sind fünf Exemplare vorgedrungen, darunter ein einziges bis zur deutschen Ostseeküste (Nr. 33).

Was die Körpergröße der vorhandenen Exemplare anbetrifft, so schwankt sie zwischen 2895 (Nr. 26) und 4877 mm (Nr. 1), wobei ich die noch größeren aber unsicheren Maße von Nr. 9, 31 und 32 weglasse. Eine Größendifferenz zwischen männlichen und weiblichen Tieren scheint nicht vorhanden zu sein. Denn Nr. 20 war weiblichen Geschlechts und besaß eine Länge von 4828 mm und ebenso war Nr. 25 ca. 4870 mm lang. Daß es erwachsene Tiere waren, geht schon aus dem Umstande hervor, daß ersteres einen Fetus barg, letzteres von einem Jungen begleitet wurde. Man kann daher ganz allgemein die Körpergröße des erwachsenen Mesoplodon bidens auf $4^1/_2$ bis nahezu 5 m setzen.

In der aufgestellten Tabelle ist bei einigen Exemplaren die Länge der Brustflosse, und zwar dem Vorderrande entlang angegeben worden. Bei Nr. 14 war nur das Maß vom Ende des Humerus bis zur Flossenspitze vorhanden. Da diese Entfernung

Mesoplodon bidens.

Nr.	Jahr	Datum	Geschlecht	Fundort	Beschreibung	Länge	Länge der Brustflosse	Breite der Schwanzflosse	
1	1800	—	♂	Elginshire, Schottland	Sowerby 1804	4877	—	—	—
2	1825	9./9.	♀	Le Havre	Blainville 1825	4572	—	—	—
3	1825	—	♂	Sallenelles, Frankreich	Deslongchamps 1866	—	—	—	—
4	1835	21./8.	♀	Ostende, Belgien	Dumortier 1839	3450	—	680	—
5	1864	9./5.	♂	Brandonbay, Irland	Andrews 1869	4572	—	—	—
6	vor 1866	—	♂	Norwegen	van Beneden 1866	—	—	—	—
7	1867	—	—	Nantucket (Mass.)	Agassiz 1868	4876	—	—	—
8	1869	15./6.	♂	Skagerrack	A. W. Malm 1871	4409 [1]	—	—	[1]) Länge des Skelettes
9	1870	31./5.	♂	Brandonbay, Irland	Andrews 1870	?5182	—	—	
10	1872	—	♀	? Schottland	Turner 1872, Flower 1872	—	—	—	—
11	1880	3./2.	♀	Hevringholm, Jütland	Reinhardt 1880/1881	4081 [2])	392	937	[2]) Nicht über den Rücken, sondern über die Seite gemessen
12	1881	4.	♂	Shetland	Turner 1882	4267	—	—	
13	1881	30./10.	♂	Vanholmen, Schweden	A. H. Malm 1881/1885	4572	—	—	
14	1885	25./5.	♂	Shetland	Turner 1885, 1886	4592	ca. 465	1177	—
15	1885	6./8.	♂	Saltö, Bohuslän, Schweden	Aurivillius 1886	3870	470	1000	—
16	1885	11./9.	♂	Yorkshire, England	Southwell u. Clarke 1866	4592	—	—	—
17	1888	10.	♂	Firth of Forth, Schottland	Turner 1889	4597	—	—	—
18	vor 1888	—	—	—	van Beneden 1888	—	—	—	—
19	1888	8.	♂	Cap Breton, Frankreich	Fischer 1892	3663	—	—	—

20	1892	18./12.	♀	Norfolk, England	Southwell u. Harmer 1893	4828[1]	546	1118	[1]) Fetus 5' lang.
21	1895	25./8.	? ♀	Faeö bei Haugesund, Norwegen	Grieg 1898	3850	—	—	—
22	1895	29./8.	♂	Landesnaes, Norwegen	Grieg 1898	3700	380	820	—
23	1895	4.	♂	Firth of Forth, Schottland	Simpson 1895, Turner 1909	—	—	—	—
24	1897	—	♂	Nairn, Schottland	Wm. Taylor 1897	ca. 4572	—	—	Nur Schädel.
25	1899	9.	♀	Nairn, Schottland	Wm. Taylor 1900	ca. 4870	—	—	—
26	1899	9.	♀	Nairn, Schottland	Wm. Taylor 1900	ca. 2895	—	—	—
27	1900	8./10.	♀	Hevringholm, Jütland	[Mus. Kopenhagen]	—	—	—	—
28	1901	14./11.	♂	Rugsund, Norwegen	Grieg 1904, 1905	4605	515	1130	—
29	1904	3	♂	Fraserburgh, Schottland	Wm. Taylor 1904	4264	—	—	—
30	1908	5.	♀	St. Andrews, Schottland	Turner 1909	—	—	—	—
31	1908	2./11.	♂	La Hougue	Anthony 1909	ca. 5000	—	—	—
32	1911	22./9.	—	Hoek v. Holland	M Weber 1912	ca. 5000	—	—	—
33	1913	22./7.	♀	Greifswalder Oie, Deutschland	Kükenthal 1913	3800	310	750	—

Zu Mesoplodon europaeus (Gerv.) gehörig.

1	ca. 1840	—	—	Eingang zum Kanal	Deslongchamps 1866	—	—	—	Nur Schädel.
2	1889	28./3.	♂	Atlantic City N. J.	Turner 1889	3810	279	889	—
3	1905	22./7.	♀	North long Branch N. Y.	G. M. Allen 1906	6706	—	—	—

Wahrscheinlich zu Mesoplodon densirostris (Blainville) gehörig.

	1898	—	♀	Annisquam (Mass.)	G. M. Allen 1906.	3708	—	—	—

nach meiner Beobachtung um etwa ein Sechstel größer ist als die Länge der freien Extremität am Vorderrande, konnte letzteres Maß wenigstens annähernd richtig bestimmt werden. Das Verhältnis von Brustflossenlänge zur Körperlänge ist danach bei:

Nr. 11♀	1:10,2	Nr. 22♂	1: 9,7
„ 14♂	1: 9,9	„ 28♂	1: 8,9
„ 15♂	1: 8,8	„ 33♀	1:12,3.
„ 20♀	1: 8,8		

Es ergibt sich aus diesen Verhältniszahlen, daß die Schwankung in der relativen Brustflossenlänge bei den ersten sechs Exemplaren nicht sehr erheblich ist und sich zwischen 8,8 und 10,2 hält. Nur das mir vorliegende Exemplar Nr. 33 macht eine Ausnahme, indem es eine ganz auffällig viel kürzere Brustflosse aufzuweisen hat als alle anderen. Da es ein jüngeres Tier ist, könnte man vermuten, daß bei diesen die Brustflosse kürzer ist als bei den älteren. Das kann aber deshalb nicht der Fall sein, weil Nr. 15 von fast der gleichen Körperlänge eine relativ sehr viel längere Brustflosse besitzt (1:8,8). Auch der Unterschied der Geschlechter kann nicht als Ursache der großen Verschiedenheit angesehen werden, und so bleibt nichts anderes übrig, als eine erhebliche Variabilität in der Brustflossenlänge bei Mesoplodon bidens anzunehmen. Ich muß aber darauf hinweisen, daß nunmehr eines der artlichen Merkmale, welche True (1910, p. 20) für Mesoplodon europaeus angibt, nämlich die Kürze der Brustflosse, nicht mehr in voller Schärfe vorhanden ist. Nach True ist bei dem einzigen Exemplare letzterer Art, von dem genaue Maße vorliegen, das Verhältnis 1:13,6 Der Unterschied gegenüber dem Verhältnisse bei Nr. 33 von Mesoplodon bidens mit 1:12,3 ist also sehr gering. Die größte Brustflossenbreite ist bei M. europaeus im Verhältnis zur Länge 1:2,9, bei Nr. 33 von Mesoplodon bidens sogar nur 1:3,4. Die Flosse der letzteren Form ist also sogar noch relativ schmäler als die von M. europaeus, so daß also auch das von True für letzere Art beanspruchte Merkmal einer relativ schmaleren Brustflosse nicht mehr aufrecht erhalten bleiben kann. In dieser Hinsicht steht das mir vorliegende Exemplar in Übereinstimmung mit den bei anderen Exemplaren der gleichen Art gemachten Messungen. Danach beträgt die relative Breite, im Verhältnis zur Länge bei:

Nr. 11	1:3	Nr. 22	1:3,5
„ 14	1:3,5	„ 28	1:3
„ 15	1:3,7	„ 33	1:3,4

Es schwankt also bei Mesoplodon bidens das Verhältnis von Brustflossenbreite und -länge zwischen 1:3 und 1:3,7. Bei Mesoplodon europaeus ist die relative Breite um ein weniges größer, nämlich 1:2,9. Will man aus diesem geringfügigen Unterschied ein Artmerkmal konstruieren, so könnte das nur sein, daß bei M. europaeus die relative Brustflossenbreite etwas größer ist als bei M. bidens.

In die oben gegebene Tabelle der bis jetzt bekannten Exemplare habe ich auch die Maße der Schwanzflossenbreite aufgenommen, so weit sie überhaupt angegeben sind. Das Verhältnis der Schwanzflossenbreite zur Körperlänge ist danach folgendes:

Nr. 4	♀	1:5,07	Nr. 20	♀	1:4,32
„ 11	♀	1:4,35	„ 22	♂	1:4,51
„ 14	♂	1:3,81	„ 28	♂	1:4,07
„ 15	♂	1:3,87	„ 33	♀	1:3,73

Daraus geht hervor, daß die Schwanzflossenbreite innerhalb sehr erheblicher Grenzen von 1:3,73 bis 1:5,07 schwankt. Die relativ größte Schwanzflossenbreite hatte das mir vorliegende Exemplar Nr. 33 aufzuweisen. Ich kann AURIVILLIUS (1886, p. 11) nicht beistimmen, der die Ursache der großen Verschiedenheit der Schwanzflossenbreite in Altersunterschieden sucht. Ebensowenig lassen sich für einen etwaigen Geschlechtsdimorphismus Anhaltspunkte gewinnen, vielmehr ist nur ganz allgemein eine erhebliche Variabilität in der Breite der Schwanzflosse bei Mesoplodon bidens zu konstatieren. Bei Mesoplodon europaeus Nr. 1 ist die relative Breite der Schwanzflosse im Verhältnis zur Länge 1:4,25, fällt also in den Rahmen der Variationsbreite bei Mesoplodon bidens.

Eine Zusammenfassung der äußeren Merkmale von Mesoplodon bidens ergibt folgendes Bild:

„Der Körper ist schlank und der Kopf spitzt sich nach vorn zu. Der schmale Schnabel mißt etwa ein Fünfzehntel der Gesamtlänge und ist gegen die flach aufsteigende Stirn nicht scharf abgesetzt. Der Oberschnabel ist an seinem distalen Ende ventralwärts etwas eingekrümmt. Im Unterschnabel, der den Oberschnabel etwas überragt, findet sich, viel näher dem Mundwinkel als der Schnabelspitze, jederseits ein dreieckiger mit seiner scharfen Spitze nach hinten gerichteter Zahn, der bei jugendlichen Tieren nicht durchgebrochen und bei weiblichen kleiner ist als bei männlichen. Der Kehle entlang ziehen sich, nach vorn konvergierend, zwei Kehlfurchen,

zu denen sich, nach außen von ihnen parallel laufend, zwei weitere gesellen können. Die Körperlänge steigt in beiden Geschlechtern bis auf nahezu 5 m. Das hintere Körperdrittel ist seitlich komprimiert und auf der dorsalen wie ventralen Mittellinie der hinteren Körperregion findet sich ein bis in die Schwanzflosse hineinziehender scharfer Kiel. Die Farbe ist entweder gleichmäßig dunkel, dorsal blauschwarz, ventral mehr braunschwarz, oder die Bauchseite ist heller grau gefärbt. Auch finden sich unregelmäßige helle Flecke und Striche, besonders zahlreich an den Körperseiten. In der Region der Kehlfurchen findet sich ein spitz zulaufendes dreieckiges Feld von hellgrauer Farbe. Die äußere Nasenöffnung ist ein median gelegener, nach vorn zu konkaver Schlitz, dessen rechtes Horn weiter nach vorn gezogen ist als das linke. Die Rückenflosse liegt etwas vor dem Beginn des hinteren Körperdrittels und ist bei erwachsenen Tieren ein nach hinten gebogenes Dreieck mit vorderem konvexen, hinterem konkaven Rande. Die Höhe der Rückenflosse beträgt etwa ein Einundzwanzigstel der Körperlänge, die Länge ihrer Basis etwa ein Elftel. Die sehr schräg kaudalwärts gerichteten Brustflossen sind relativ klein, ein Neuntel bis ein Zwölftel der Körperlänge messend, am Vorderrande schwach, am Hinterrande etwas stärker konvex gebogen und mit abgerundetem Ende. Ihre größte Breite schwankt im Verhältnis zu ihrer Länge zwischen 1:3 und 1:3,7. Die Schwanzflossenbreite ist sehr variabel, sie beträgt zwischen 1:3,73 und 1:5,07 im Verhältnis zur Körperlänge. Der Hinterrand der Schwanzflosse ist halbmondförmig eingebuchtet, ihre Enden sind abgerundet, und in der Mitte kann ein kleiner knotenartiger Vorsprung erscheinen."

b) Skelett der Brustflossen.

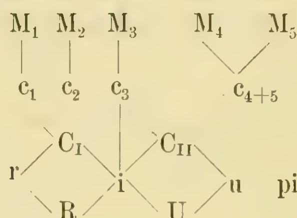
An die hier gegebene Beschreibung und Vergleichung der äußeren Körperform des mir vorliegenden Exemplares möchte ich zunächst ein paar Bemerkungen über das Brustflossenskelett anknüpfen. Der Freundlichkeit von Herrn Kollegen Küttner verdanke ich die beiden hier wiedergegebenen Röntgenphotographien (Taf. IIIc, Fig. 41 u. 42) die in der hiesigen chirurgischen Klinik hergestellt wurden. Aus diesen Abbildungen geht ohne weiteres hervor, daß es sich um ein recht jugendliches Tier handelt, da die Verknöcherung noch nicht weit vorangeschritten ist. Dies zeigt sich auch darin, daß die beiden Epiphysen von Radius und Ulna noch isoliert waren. Der Bau des Carpus ist in beiden Extremitäten der gleiche.

Zu den drei, als Radiale, Intermedium und Ulnare anzusprechenden Elementen gesellen sich drei distale, die wohl widerspruchslos als Carpale distale $_1$, Carpale distale $_{2+3}$, und Carpale distale $_{4+5}$ bezeichnet werden können. Von den fünf Fingern verlaufen die ersten vier etwas ulnarwärts eingekrümmt und einander parallel. Der fünfte Finger ist dagegen stark abgespreizt und umgekehrt radialwärts eingebogen. Der erste Finger hat nur ein kleines Knochenstück aufzuweisen, das als Metacarpale $_1$ zu bezeichnen ist. Eine verknöcherte Phalanx findet sich nicht vor. Der zweite Finger beginnt mit einem etwas zwischen c_1 und c_{2+3} eingeschobenen großen Metacarpale $_2$ und besitzt außerdem sechs an Größe allmählich abnehmende knöcherne Phalangen; der dritte Finger hat außer dem Metacarpale $_3$ fünf Phalangen aufzuweisen. Das Metacarpale $_3$ sitzt ausschließlich der nach der ulnaren Seite hin gerichteten Facette von c_{2+3} auf. Metacarpale $_4$ trägt drei Phalangen und Metacarpale $_5$, das z. T. der ulnaren Facette des Hamatums inseriert ist, zwei Phalangen. Ein kleiner Knochenkern seitlich vom Ulnare, der nur an der einen Extremität sichtbar ist, darf als Pisiforme angesprochen werden. Die Formel für dieses Handskelett lautet demnach:

$$
\begin{array}{ccccc}
0 & 6 & 5 & 3 & 2 \\
| & | & | & | & | \\
M_1 & M_2 & M_3 & M_4 & M_5 \\
| & & & & \\
c_1 & & c_{2+3} & & c_{4+5} \\
| & & | & & | \\
r & & i & & u \\
 & & R - U & &
\end{array}
$$

Vergleichen wir damit die in der Literatur vorhandenen Angaben über das Handskelett dieses Wales, so stellt sich eine nicht unerhebliche Variabilität heraus. Mehrfach ist eine das Knorpelstück c_{2+3} in der Länge durchlaufende Furche konstatiert worden, die für die Verschmelzung der beiden ursprünglich getrennten Elemente spricht, und an einem neuerdings von Turner veröffentlichten Radiogramm des Handskelettes von Ex. No. 23 meiner Liste findet sich am distalen Rande dieses Skelettstückes eine tiefe Einkerbung, als Anzeichen einer stattgehabten Verschmelzung von c_2 und c_3. Bei Ex. No. 8 sind nach A. W. Malms Zeichnung (1871, Taf. V, Fig. 52) c_2 und c_3 sogar völlig getrennt. Andererseits können auch weitere Verschmelzungen

vorkommen, so nach Malm von c_{2+3} und c_{4+5}. Gelegentlich findet sich ein Zentrale, das sich zwischen Intermedium und c_1 einschiebt, so bei Ex. No. 17, während Ex. No. 30 außerdem noch ein zweites Zentrale zwischen Intermedium, Ulnare, c_{2+3} und c_{4+5} aufzuweisen hatte. Auch ein verknöchertes Pisiforme kommt gelegentlich vor. Ein Carpus, der alle bei Mesoplodon bidens vorkommenden Elemente enthielte, würde folgende Formel erhalten:



Was nun die Zahl der verknöcherten Phalangen anbetrifft, so sind auch hier Schwankungen zu konstatieren. Nur der erste und der fünfte Finger machen davon eine Ausnahme. Der erste Finger enthält stets nur ein Metacarpale, aber keine verknöcherte Phalanx, sondern nur eine knorpelige. Ebenso enthält der fünfte Finger bei allen daraufhin untersuchten Exemplaren außer dem Metacarpale zwei verknöcherte Phalangen. Bei den übrigen Fingern ist die Phalangenzahl schwankend, wie folgende Zusammenstellung zeigt. (Die Metacarpalia sind nicht mitgerechnet.)

	I	II	III	IV	V	
Nr. 14	0	5	4	3	2	
„ 15	0	6	4	3	2	
„ 17	0	5	5	4	2	
„ 21	0	5	4	3	2	
„ 22	0	5	4	3	2	rechts
	0	4	4	3	2	links
„ 28	0	5	3	3	2	rechts
	0	5	5	4	2	links
„ 30	0	5	5	4	2	
„ 33	0	6	5	3	2	

Die beiden Exemplare mit der größten Phalangenzahl des zweiten Fingers sind noch nicht ausgewachsene Formen von 3870 und 3800 mm Länge. Es ist daher nicht unwahrscheinlich, daß,

wie bei anderen Walarten, so auch hier junge Exemplare eine etwas höhere Phalangenzahl aufzuweisen haben, als erwachsene. Nach True (1910, p. 18) ist bei dem von ihm untersuchten Exemplare vom Mesoplodon europaeus die Phalangenzahl folgende:

1	6	5	3(+1?)	3	rechts
1	5	5	2 +	2 +	links

Danach würde ein Artunterschied gegenüber M. bidens darin liegen, daß M. europaeus eine verknöcherte Phalanx des ersten Fingers besitzt, die bei M. bidens niemals vorkommt, und ferner, daß der fünfte Finger drei Phalangen aufweist, bei M. bidens stets nur zwei.

c) Das Brustbein.

Auch das Brustbein dieses Wales weist eine nicht unerhebliche Variabilität auf. Abbildungen der Innen- und Außenseite dieses Skelettstückes habe ich auf Taf. IIIc, Fig. 43 u. 44 gegeben. Das Sternum ist insgesamt 402 mm, in der Mittellinie 352 mm lang und besteht aus fünf Segmenten. Das erste, von Grieg als Manubrium bezeichnete Segment hat eine größte Länge von 160 mm, eine größte Breite von 115 mm. Nach vorn zu zieht es sich in zwei breite Hörner aus, zwischen die sich eine 48 mm tiefe und an der Öffnung 68 mm breite Grube hineinzieht. Die Enden der beiden knöchernen Hörner setzen sich in einen spitz zulaufenden Knorpel fort. Das darauf folgende Segment hat eine größte Länge von 75 mm, das dritte von 70 mm, das vierte von 55 mm und das fünfte von 40 mm. Getrennt werden die 5 Segmente durch 4 Foramina von ovaler Form und 36, 42, 50 und 15 mm Längsdurchmesser. Ferner findet sich ein kleines aber durchgehendes Foramen in der Mittellinie des ersten Segmentes von 5 mm Länge, 15 mm vom Vorderrande entfernt. Die beiden letzten Segmente haben einen stark asymmetrischen Bau.

Das vierte Segment ist auf der linken Seite 9 mm länger als auf der rechten. Das letzte Segment, welches ein spitz zulaufendes Schlußstück darstellt, ist umgekehrt links um ebensoviel kürzer. An das Brustbein setzen sich fünf Paar Rippen an, von denen das erste Paar sich auf der Höhe des kleinen medianen Längsspaltes im ersten Segmente befindet, während die vier darauffolgenden sich an dem Knorpel inserieren, der die einzelnen Segmente voneinander trennt.

Vergleichen wir mit dieser Darstellung die in der Literatur enthaltenen Angaben, so fällt zunächst auf, daß meistens vom Brustbein nur vier Segmente angegeben werden, so bei Exemplar Nr. 13, 15, 19, 21, 22, 28. Dagegen sind bei Exemplar Nr. 4, 8, 14 und 30 fünf Segmente vorhanden. Ein Vergleich der Abbildungen (s. z. B. Grieg 1904, Fig. 12) zeigt, daß es das fünfte Segment ist, welches bei der ersteren Gruppe fehlt. Es erscheint mir durchaus wahrscheinlich, daß dieses unansehnliche Knochenstück bei der Präparation weggefallen und deshalb übersehen worden ist, wenn auch natürlich die Möglichkeit besteht, daß es als rudimentäres Gebilde bei einzelnen Exemplaren tatsächlich verschwunden ist.

Die Tatsache, daß sich auch im ersten Segment in dessen Mittellinie ein Foramen befinden kann, wie ich es bei vorliegenden Exemplaren gefunden habe, finde ich nirgends erwähnt. Sie spricht, ebenso wie die Insertion der knorpeligen Rippenenden in der gleichen Höhe wie das Foramen, dafür, daß das erste Segment aus zwei verschmolzenen entstanden zu denken ist.

Ferner wird in einzelnen Fällen von anderen Verschmelzungen berichtet, doch scheint im großen und ganzen die Gestalt des Brustbeins bei dieser Art die gleiche zu sein, insbesondere finden sich am vordersten Segmente die beiden Hörner, wenn auch in verschiedener Ausbildung, stets vor.

Vergleichen wir damit das Brustbein von Mesoplodon europaeus, wie es uns True (1910, p. 18, Taf. XIII) schildert und abbildet, so läßt sich kein wesentlicher Unterschied wahrnehmen. Es sind auch hier vier Segmente vorhanden. Zwar gibt True an, daß viertes und fünftes Segment lateral und transversal miteinander verschmolzen seien, doch kann ich auf seiner photographischen Abbilung nur erkennen, daß das vierte Segment dem vierten Segment bei M. bidens entspricht, wie es bei Grieg (1904, Fig. 12) abgebildet ist. Wäre ein fünftes Segment vorhanden, so müßte es sich an das Ende dieses vierten Segmentes ansetzen und ein viertes Foramen bilden, was nicht der Fall ist.

Dagegen weicht das Sternum des Exemplars, welches 1906 von Gl. M. Allen beschrieben worden ist und welches nach True wahrscheinlich zu M. densirostris gehört, stärker von dem Sternum von M. bidens ab. Auch hier sind nur vier Segmente vorhanden. Das vorderste zeigt aber nicht die beiden Hörner und den tiefen, zwischen ihnen liegenden Einschnitt am

vorderen Rande. Nur eine Andeutung findet sich. Ferner ist in diesem Falle nach ALLEN eine Verschmelzung zweier Segmente eingetreten, indem das letzte zwei Paar Artikulationsflächen für die Rippen aufzuweisen hat. Da sich indessen am Hinterende des letzten Sternalstückes eine mediane Einkerbung befindet, so komme ich auch hier zur Vermutung, daß das als Xiphisternum anzusprechende Schlußstück, welches ich bei meinem Exemplare Nr. 33 gefunden habe, nicht mehr vorhanden ist.

d) Die Körperhaut.

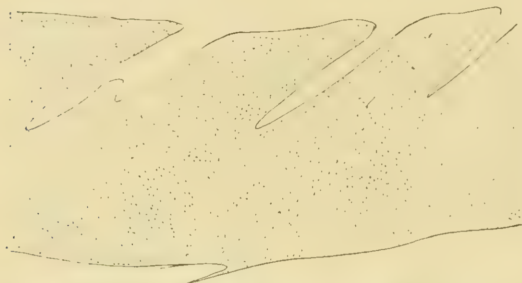
Über den Bau der Haut vom Mesoplodon bidens liegen bis jetzt keine zusammenhängenden Angaben vor, nur GRIEG erwähnt (1904, p. 11) die Ähnlichkeit der Haut mit der von *Ziphius cavirostris* und *Hyperoodon rostratus* und gibt die Dicke des Stratum corneum mit 0,3—0,5 mm, die des Stratum mucosum mit 1,5—2 mm an, während die Cutispapillen ca. 0,7 mm lang sind. Die Speckschicht war am Rücken 20—75 mm dick, an der Bauchseite 25—45 mm.

Meine eigenen Untersuchungen stellte ich an einigen Hautstückchen an, die dem Vorderkopf entnommen worden waren. Es wurden Schnittserien in der Längsrichtung wie transversal zur Körperachse, sowie auch Flächenschnitte angefertigt. Die Dicke der Epidermis beträgt durchschnittlich etwa 0,5 mm. Ihre freie Oberfläche ist völlig glatt. Das darunterliegende Bindegewebe ist besonders in seinen tieferen Schichten mit großen Fettzellen versehen, während die oberste Schicht ein engeres Maschenwerk von Bindegewebszügen bildet, die in die hohen Papillen eindringen. Auf Flächenschnitten (s. Textfig. 8) erkennt man, daß diese Papillen aus Cutisleisten entspringen, die parallel zueinander ungefähr in der



Textfig. 8. Haut von Mesoplodon bidens im Flächendurchschnitt, links etwas tiefer geführt als rechts. Vergr. 26.

Längsrichtung des Körpers ziehen. In der Längsrichtung des Körpers geführte Schnitte, die also ungefähr parallel den Cutisleisten verlaufen, zeigen weit auseinanderstehende schräg in die Epidermis hineinziehende papillenartige Bildungen (s. Textfig. 9). Dagegen sehen Querschnitte durch die Haut ganz anders aus (s. Textfig. 10). Man erkennt auch hier die breite Cutisleiste, der die Papillen aufsitzen. Vielfach sind aber neben den hohen Papillen noch kleinere vorhanden, welche die zwischen den Papillen liegenden Epidermispartien seitlich zerklüften, so daß letztere geradezu fiederförmig werden. Das ist eine Eigentümlichkeit der Haut von Mesoplodon, die ich so stark ausgeprägt in der Haut anderer Odontoceten nicht gefunden habe. Für das Studium des feineren Baues der Epidermiszellen reichte der Erhaltungszustand des mir vorliegenden Materiales nicht mehr aus.



Textfig. 9. Haut von Mesoplodon bidens; Schnitt in der Längsrichtung des Körpers. Vergr. 71.



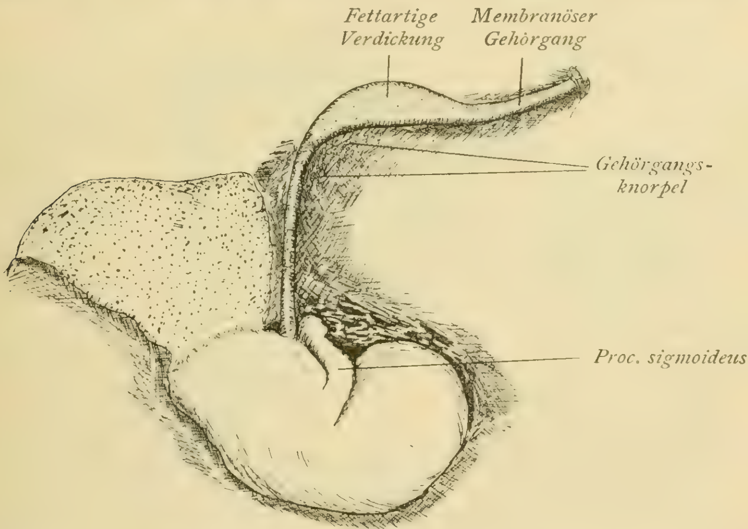
Textfig. 10. Haut von Mesoplodon bidens; Schnitt senkrecht zur Längsrichtung des Körpers. Vergr. 71.

e) Das äußere Ohr von Mesoplodon bidens (von Dr. H. Hanke).

Wie bei allen anderen Walen, so ist auch bei Mesoplodon bidens die äußere Ohröffnung sehr klein und nur mit Schwierigkeit aufzufinden. Erleichtert wird ihre Auffindung, wenn man Messungen an anderen Zahnwalen vergleichend heranzieht, denn die

Entfernung der Ohröffnung vom hinteren Augenrande steht fast immer in einem bestimmten Verhältnis zur Größe des Kopfes. Bedeutendere Lageabweichungen finden sich vor allem in der verschiedenen Höhe, in welcher die Ohröffnung liegt. Wenn man eine Linie von der Oberkieferspitze zum Auge zieht und diese Linie kaudalwärts verlängert, so liegt das äußere Ohr entweder über oder unter dieser Linie. Bei Mesoplodon bidens liegt es sehr weit unter dieser Linie. Die Entfernung der Ohröffnung vom hinteren Augenrande betrug bei vorliegendem Exemplar 56 mm. Eine Asymmetrie in der Lage der beiden Ohröffnungen ließ sich mit Sicherheit nicht mehr feststellen.

Die Ohröffnung selbst ist schlitzförmig und hat einen Durchmesser von 0,75 mm. Mit einer dünnen biegsamen Sonde kann



Textfig. 11. Das äußere und mittlere Ohr von Mesoplodon bidens.

man von außen her 15 mm tief in den Gehörgang eindringen, so daß also eine Verstopfung der Ohröffnung nicht besteht (s. Textfigur 12).

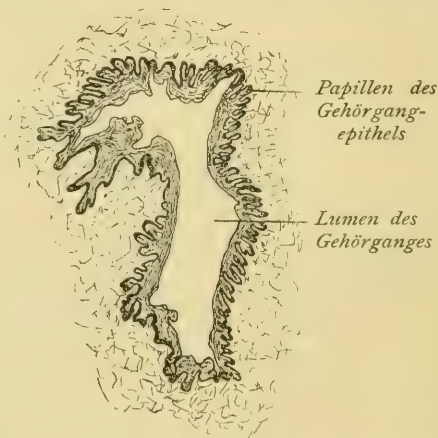
Wir kommen nunmehr zu dem membranösen Gehörgang, der sich unmittelbar hinter der Ohröffnung zu einem 2—3 mm weiten häutigen Rohre erweitert. Diesen Durchmesser behält er bis kurz vor seinem proximalen Ende bei und wird alsdann doppelt so weit. Der membranöse Gehörgang hat eine Länge von 80 mm. Sein Verlauf ist im allgemeinen wenig gewunden, jedenfalls erheblich weniger als bei Phocaena, Delphinus und

Tursiops. Der distale Teil verläuft nahezu parallel der Oberhaut und fast geradlinig von vorn oben nach hinten unten. Er erinnert in seinem Verlauf an die Verhältnisse bei Phoca vitulina. Nach einem Verlauf von 45 mm biegt der Gang nach unten und innen um in einem nach vorn und innen offenen Bogen und verläuft dann wieder fast gradlinig bis zu seiner Eintrittsstelle am Tympano-perioticum.

Der aus der umgebenden Fett- und Muskelschicht herauspräparierte Gehörgang bietet ein eigenartiges Bild (s. Textfig. 11). An seinem distalen Teile bleibt er bei etwa 12 mm Länge gleich dick, nimmt aber dann an Umfang allmählich zu, so daß hier ein Durchmesser von 7—8 mm erreicht wird. Dann nimmt der Umfang allmählich wieder ab, und an der Umbiegungs-



Textfig. 12. Querschnitt durch den Gehörgang, 35 mm von der Oberfläche entfernt.

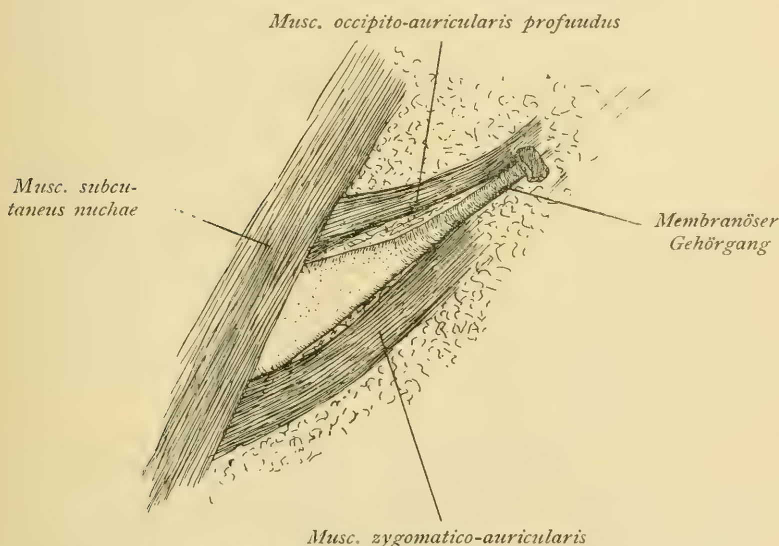


Textfig. 13. Querschnitt durch den Gehörgang bei stärkerer Vergrößerung.

stelle hat der membranöse Gehörgang wieder den ursprünglichen Durchmesser erreicht. Nun wäre es aber falsch, anzunehmen, daß diese Erweiterung auf einer Vergrößerung des Lumens des membranösen Gehörganges beruht, vielmehr wird sie nur durch eine Verdickung der umgebenden Hülle hervorgerufen. Der eigentliche Meatus schimmert als dunkler gleichmäßiger Streifen durch die helle Gewebsmasse hindurch. Die im übrigen dem Unterhautfettgewebe gleichende Substanz der Anschwellung erhält durch viele bindegewebige Fasern eine bedeutende Festigkeit und ist mit dem Gehörgang aufs Innigste verbunden. Wie ein Querschnitt durch diese Region des Gehörganges zeigt, stimmt sein Epithel mit der Epidermis der äußeren Körperhaut völlig

überein (s. Textfig. 13). Über die Funktion dieser Anschwellung kann man nur Vermutungen äußern. Weder bei anderen Walen, noch bei irgendwelchen Säugetieren überhaupt ist Ähnliches bekannt. Vielleicht spielt sie eine gewisse Rolle bei dem passiven Verschlusse des membranösen Gehörganges.

Während der distale Teil des membranösen Gehörganges auf einem Querschnitt das typische Bild der Walepidermis zeigt, die durch zahlreiche Papillen mit der darunter liegenden Cutis fest verankert ist, sind in dem proximalen Teile des Gehörganges diese Papillen nicht mehr vorhanden. Es findet sich vielmehr ein ganz plattes Epithel. Man kann sich das phylogenetisch so vorstellen, daß der proximale Teil mit glatter Epidermis dem

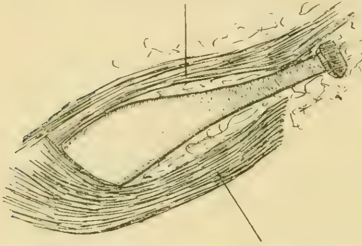


Textfig. 14. Muskulatur der Ohrregion. (Rechts.)

Gehörgang der übrigen Säugetiere entspricht, während der distale Teil mit dem Aussehen der typischen Walepidermis eine spätere Erwerbung ist, entstanden gleichzeitig mit dem Verschwinden des äußeren Ohres, als sekundäre Einstülpung der mit großen Papillen versehenen Walepidermis.

Auch Gehörgangsknorpel ist bei diesem Tiere vorhanden, wenn auch noch viel mehr reduziert als bei Phocaena und Delphinus. Es finden sich nämlich an der Umbiegungsstelle des Gehörganges und etwas weiter unterhalb davon in dem sehr festen Bindegewebe zwei kleine 0,75—1 mm dicke Knorpelstäbchen. Die Ohrmuskulatur

ist bei Mesoplodon sehr rudimentär und nur mit Schwierigkeit mit den bei anderen Zahnwalen vorhandenen Muskeln zu homologisieren. Etwa 10 mm vor der Umbiegungsstelle des membranösen Gehörganges inserieren Muskelbündelchen, die zu beiden Seiten nach außen zu an dem Gehörgang entlang ziehen und sich schließlich in einer zarten Faszie verlieren (s. Textfig. 14, 15). Ihrer Insertion nach lassen sich diese Muskeln mit den Muskeln in tieferer Lage homologisieren, und zwar mit dem Musculus occipito-auricularis profundus und Musculus zygomatico-auricularis, und zwar würde das obere Muskelbündelchen dem erstgenannten, das untere dem letztgenannten Muskel zu homologisieren sein.



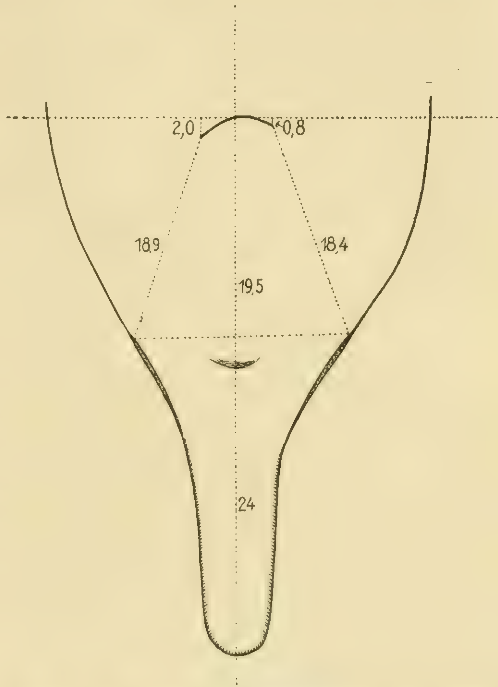
Textfig. 15. Muskulatur nach Entfernung des Subcutaneus.

f) Die Nase von Mesoplodon bidens. (Von Dr. H. Hanke.)

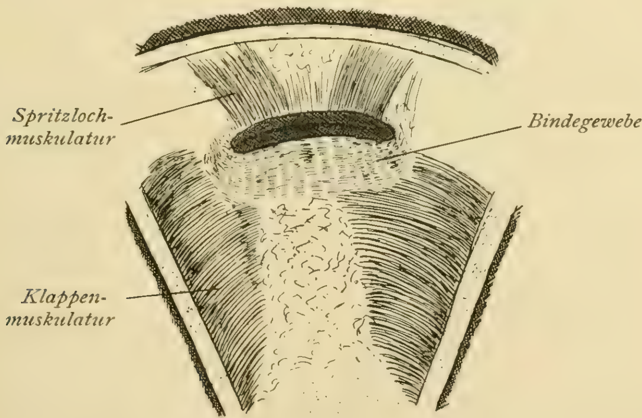
Die Nase von Mesoplodon bidens ist im Zusammenhange bis jetzt noch nicht bearbeitet worden, nur vereinzelt, so bei Grieg (1904), finden wir kurze Notizen, die sich aber nur auf den oberen Eingang der Nase beziehen und die weiteren anatomischen Tatsachen unberücksichtigt lassen.

Das Spritzloch liegt ziemlich genau in der Medianebene, hat eine direkte Breite von 63 mm und ist vom rechten Mundwinkel 189 und vom linken 184 mm entfernt. Die Entfernung bis zum Stirnansatz beträgt 195 mm. Schon aus der verschiedenen Entfernung der Spritzlochwinkel von den beiden Mundwinkeln geht hervor, daß hier eine Asymmetrie besteht. Diese ist um so merkwürdiger als andererseits der rechte Ast des Spritzloches weiter nach vorn reicht als der linke. Der Unterschied beträgt 12 mm, so daß also eine nicht unerhebliche Asymmetrie der Lage vorhanden ist (s. Textfig. 16). Nach Entfernung der Haut in der Umgebung des Spritzloches finden wir vor dem Spritzloch eine 10—25 mm dicke, äußerst feste bindegewebige Platte, die sich bis auf eine Entfernung von 80 mm vom Spritzloch nach vorn hin ausbreitet. Diese Bindegewebsplatte geht nach vorn allmählich in die Fettschicht des Stirnansatzes, nach hinten in die vorderen Nasenklappen über. Unter der Bindegewebsplatte und fest mit

ihr verwachsen liegt Muskulatur (s. Textfig. 17). Zwei nach hinten ziehende flache Muskelpartien lassen sich bis auf 30 mm Entfernung vom Spritzloch verfolgen. Diese Muskelplatten sind sehr dünn, etwa 1 bis 2 mm in der Dicke messend. Sie inserieren an beiden Seiten des hinteren Spritzlochrandes und durch ihre Kontraktion kann ein Öffnen des Spritzloches bewirkt werden. Die beiden vor und seitlich vom Spritzloch gelegenen Muskelpartien gehen bis an die Grenze der Bindegewebsplatte heran und stehen in Verbindung mit den zweiten vorderen Klappen. Eine gewisse Asymmetrie



Textfig. 16. Kopf von Mesoplodon von oben.



Textfig. 17. Nasenmuskulatur von Mesoplodon.

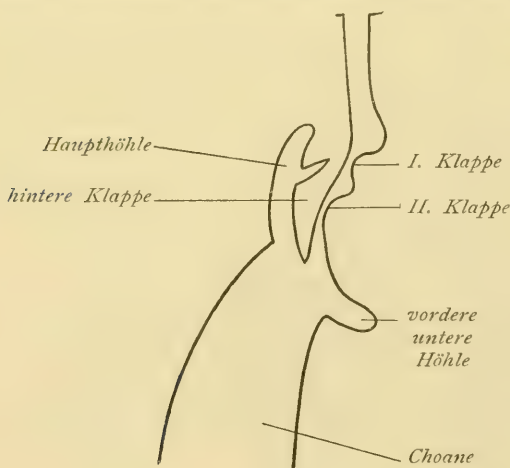
spricht sich auch hier aus, indem die Muskulatur der linken Seite stärker entwickelt ist als die der rechten. Ihre haupt-

sächlichste Funktion scheint darin zu bestehen, die zweiten Klappen zurückzuziehen.

Das Spritzloch bildet den Eingang zu einer geräumigen Höhle, die an ihrer breitesten Stelle 120 mm mißt und zwei seitliche Ausbuchtungen aufweist, die von dem Spritzlochwinkel aus sich rechts 60 mm seitlich erstrecken, links 50 mm. Diese Höhle liegt etwas nach hinten gerichtet und wir können sie als obere Nasenhöhle bezeichnen. Über ihre ungefähre Gestalt orientiert die Skizze Fig. 18. Wenn wir uns fragen, mit welchem Gebilde bei anderen Odontoceten wir diese Höhle homologisieren können, so kommen nur die Spritzsäcke in Frage. Wir haben es hier demnach mit einem offenen Spritzsacke zu tun, wie er z. B. bei Delphinus delphis und Tursiops tursio von Gruhl (1911) beschrieben und auf seiner Figur 4 abgebildet worden ist. Diese schräg nach unten ziehende Höhle geht ohne Begrenzung in den Nasengang über. Vielleicht ist die sog. erste Klappe, die besonders auf der rechten Seite gut ausgebildet ist, der letzte Rest einer solchen ehemaligen Begrenzung. Diese Klappe ist auf der linken Seite nicht vorhanden, und an ihrer Stelle erscheint nur eine Anzahl schwacher Furchen (s. Textfig. 19). Die etwas komplizierten Lageverhältnisse sind aus den Fig. 21 und 22 ersichtlich. Die vordere Klappe besteht aus Bindegewebe und hat eine Breite von 22 mm. Tiefer als die erste Klappe liegt die durch eine schmale Einbuchtung getrennte zweite Klappe, welche erhebliche voluminöser als die erste ist. Sie dient zum Ver-

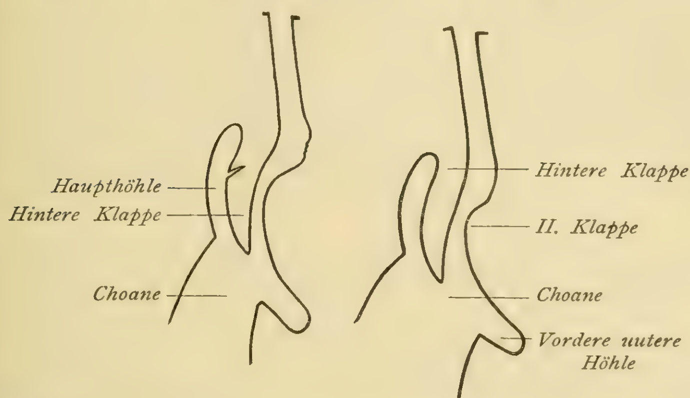


Textfig. 18. Form der oberen Nasenhöhle.



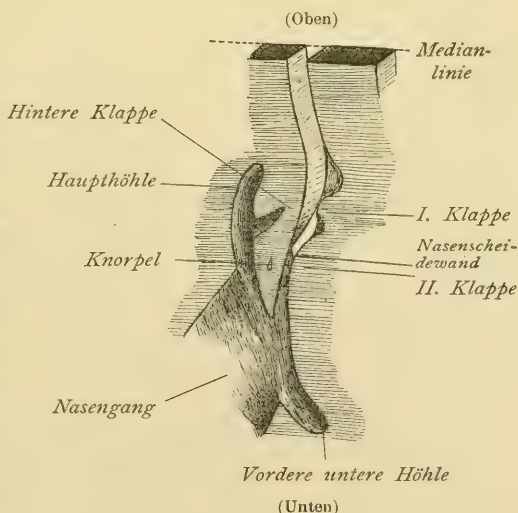
Textfig. 19. Schema des Nasenlumens der rechten Seite in einem Sagittalschnitt, 3 cm von der Medianebene entfernt.

schlusse der Choanen sowie der übrigen Nebenräume der Nase. Auf der linken Seite ist die zweite Klappe noch etwas stärker ausgebildet als auf der rechten (s. Textfig. 20, 21, 22). Die Breite



Textfig. 20. Schema des Nasenlumens der linken Seite, links 3 cm, rechts $1^1/_2$ cm von der Medianebene entfernt.

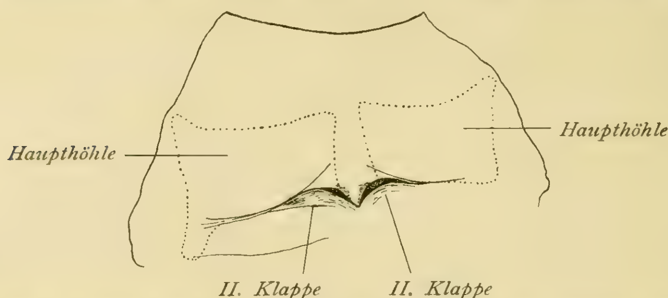
der zweiten Klappe, in der Mitte gemessen, ist rechts 42 mm, links 35 mm, über die Spitze gemessen rechts 52 mm, links 50 mm, und von der Spitze bis zur Nasenscheidewand sind es rechts 30, links 32 mm. Die Innenfläche der Klappe geht ohne sichtbare Begrenzung in eine tiefer gelegene Nebenhöhle über, die wir als die vordere untere Höhle bezeichnen können. Die zweiten Klappen bestehen aus festem Bindegewebe, in welches die von vorn kommende, schon erwähnte Klappenmuskulatur hineinzieht.



Textfig. 21. Schematische Konstruktion der Nasenhöhlen der rechten Seite.

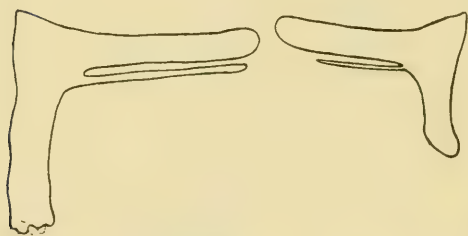
Nach Entfernung der zweiten Klappen werden die hinteren Klappen sichtbar, welche weit in das Lumen der Nasenräume

hineinragen. Sie trennen eine hintere Höhle ab, die von GRUHL bei Delphinus und Tursiops als Haupthöhle bezeichnet wird,



Textfig. 22. Verschluß der Choanen durch die zweiten vorderen Klappen.

die aber bereits von KÜKENTHAL mit der Regio olfactoria identifiziert worden ist. Im übrigen weicht aber die Gestalt dieser Haupthöhle von der bei Delphinus und Tursiops recht ab, wie aus einem Vergleich der beigegebenen Abbildung (Fig. 23) mit den GRUHLschen Abbildungen (Fig. 10 u. 13) hervorgeht. Bei Mesoplodon liegen die Verhältnisse folgendermaßen:

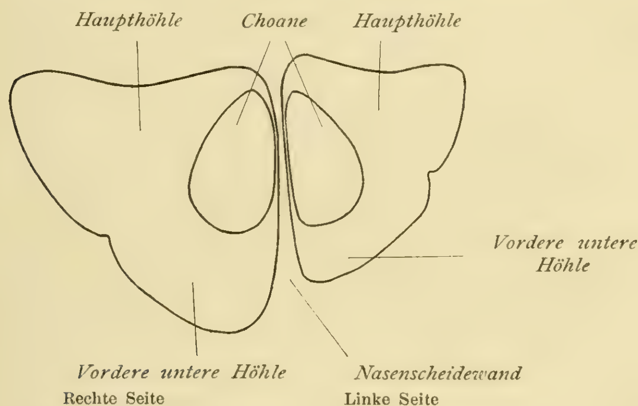


Textfig. 23. Haupthöhlen von oben gesehen.

Die beiden Höhlen stoßen median nicht zusammen, sind aber nur durch eine bindegewebige Scheidewand von 5 mm Dicke voneinander getrennt. Auch hier prägt sich wiederum eine starke Asymmetrie aus, indem die rechte Höhle bedeutend größer ist als die linke. Vom Spritzloch aus gesehen, zieht sich das Ende der linken Höhle sogar etwas über das Ende der rechten Höhle (s. Fig. 24) hin. Während die Höhlen bei Delphinus nahezu geschlossen sind und nur eine feine spaltförmige Verbindung mit den übrigen Nasenräumen haben, ist bei Mesoplodon eine breite Verbindung mit dem Nasenlumen vorhanden. Die Maße dieser beiden Höhlen sind folgende: in der Breite messen die Höhlen rechts 61 mm, links 47 mm. In dem nach vorn ziehenden Arm der Haupthöhlen trägt ihr vorderes Ende zahlreiche kleine fingerförmige Vorsprünge. Übrigens zeigen diese beiden Haupthöhlen beim Mesoplodon noch insofern eine Besonderheit, als parallel mit ihren

transversal verlaufenden Ästen noch ein zweiter viel schmalerer Spalt verläuft, der rechts bedeutend größer ist als links.

Die hinteren Klappen von einer mittleren Breite von 35 mm schließen die Haupthöhlen nach vorn ab. Sie beginnen an der Nasenscheidewand und enden an der äußeren Wand der Nasenhöhle. Ihr unterer Rand bildet eine schräge Linie von dem Septum bis zu der Stelle, wo sie an dem Eingang in die untere Höhle durch eine schmale Haut befestigt sind. In die hintere Klappe ist in ihrem unteren Teile Knorpel eingelagert. Die Maße



Textfig. 24. Nasenhöhlen nach Entfernung der Klappen.

dieses Knorpels sind folgende: rechts ist er 3 mm lang, 1 mm breit, links nur 2 mm lang, 1 mm breit.

Endlich haben wir noch ein paar vordere untere Höhlen, welche vor Beginn der Choanen nach vorn in die Tiefe ziehen. Die Maße dieser Höhlen sind folgende: ihre Breite beträgt rechts 31 mm, links 27 mm, die Länge ihrer Innenseite rechts 23,5 mm, links 17 mm. Die Länge der Unterseite (s. Fig. 14) beträgt rechts 45 mm, links 40 mm.

Die knöchernen Nasengänge ziehen sich in leichter Krümmung ziemlich steil nach unten und münden in die Pars superior pharyngis ein, welche zahlreiche Grübchen enthält, wie sie für Phocaena so charakterisch sind. Die Maße der Choanen sind folgende: ihr Breitendurchmesser beträgt rechts 23 mm, links 22 mm, ihr Längsdurchmesser rechts 40 und links 35 mm, während die Länge der Choanen 280 mm ausmacht.

Wenn wir die Nase von Mesoplodon bidens mit der von Delphiniden vergleichen, so erscheint uns die Nase von Delphinus

delphis relativ am ähnlichsten, während die Nase von Phocaena communis viel weiter abseits steht. Auffällig ist die mediane Lage der äußeren Nasenöffnung bei Mesoplodon bidens, während bei Delphinus delphis und auch Tursiops tursio in dieser Beziehung eine Asymmetrie herrscht. Auch die Nasenmuskulatur von Mesoplodon bidens ist erheblich verschieden von der der Delphiniden. Während Delphinus, Tursiops und Phocaena sich darin nicht wesentlich unterscheiden, treten bei Mesoplodon andere Verhältnisse auf, z. T. vielleicht bedingt durch die geringe Ausbildung des Spritzsackes, um den sich bei Delphinus die Nasenmuskulatur herumgruppiert. Interessant ist die Feststellung, daß die Nasenmuskulatur von Mesoplodon am ähnlichsten der von Balaenoptera physalus (L.) ist, wobei selbstverständlich nur an eine Konvergenzerscheinung gedacht werden kann. Die Hohlräume. welche wir bei Mesoplodon mit dem Spritzsacke von Delphinus und Tursiops verglichen haben, weisen mancherlei Unterschiede gegenüber denen der letzeren auf. Die hintere Wand der oberen Nasenhöhle ist bei Mesoplodon glatt und schwach vorgewölbt, und auch die hintere Höhle, die Regio olfactoria, zeigt erhebliche Verschiedenheiten. Jedenfalls ist sie bei Delphinus delphis bedeutend größer. Auch umschließt sie bei Delphinus und Tursiops mit ihren Ausläufern die Nasenwand vollständig, während bei Mesoplodon nur auf der rechten Seite ein sich ohne Krümmung fast geradlinig nach vorn erstreckender Ausläufer vorfindet.

Den bemerkenswertesten Unterschied aber gegenüber der Nase der Delphiniden zeigt Mesoplodon bei der nach hinten gerichteten Krümmung der Nasengänge, während bei den genannten Zahnwalen die Krümmung gerade in der entgegengesetzten Richtung erfolgt. Darin stimmt Mesoplodon mit Hyperoodon rostratus überein, dessen Nase von Kükenthal (1893) eingehend beschrieben worden ist. Auch sonst schließt sich die Nase in vieler Hinsicht an die von Hyperoodon an. Nur ist bei Hyperoodon die innere Asymmetrie der Nase eine sehr viel größere und hat dazu geführt, daß der linke Nasengang so stark seitlich gerückt ist, daß er beim Hereinschauen von oben nicht gesehen werden kann. Bei Mesoplodon ist diese Asymmetrie der beiden Nasenhälften, wenn auch vorhanden, so doch nicht so ausgeprägt.

Verzeichnis der Literatur über Mesoplodon.

1804 Sowerby, J., Physeter bidens. Two-toothed Cachalot. British Miscellany, no. 1, pp. 1—2, pl. 1.

1817 Blainville, Nouv. Dict. d'Hist. Nat., Tome IX.

1825 Blainville, H. D. de, Note sur un cétacé échoué au Havre, et sur un ver trouvé dans sa graisse. Nouv.-Bull. Soc. Philom. Paris 1825, pp. 139—141.

1836 Cuvier, Histoire naturelle des Cétacées.

1839 Dumortier, B. C., Mémoire sur le delphinorhynque microptère échoué à Ostende Mem.-Acad. Roy. Belge, Bruxelles, Vol. XII, 13 pp., 3 pls.

1845 Gervais, Hist. nat. des Mammifères, Tome II.

1846 Gray, Zoology of the Voyage of Erebus and Terror, Mammalia.

1848—1852 Gervais, Zool. et Pal. franç., Vol. II.

1850 Gervais, Ann. Scienc. nat. 3 sér., Tome XIV.

1851 Duvernoy, Ann. des Sciences natur. sér. 3, Tome XV, p. 59.

1864 Beneden, P. J. van, Sur un dauphin nouveau et un ziphioide rare. Mém. Cour. et Autres Mém. Acad. Roy. Belge, Bruxelles, Vol. XVI, 21 pp., 2 pls., 5 figs.

1865 Gray, Proc. Zool. Soc., 1865, p. 358.

1866 Beneden, P. J. van, Note sur un Mesoplodon sowerbiensis de la côte de Norwége. Bull. Ac. Roy. Belge. Brux., ser. 2, Vol. XXII.

1866 Deslongchamps, E., Observations sur quelques dauphins appartenant à la section des ziphiides etc. Bull. Soc. Linn. Normandie, Caen, Vol. X, pp. 168—180.

1866 Gray, J. E., Catalogue of Seals and Whales in the British Museum. London, 2 ed., vii 402 pp., 101 figs.

1867 Lankester, R., Trans. Roy. Micr. Soc. new. ser., Vol. XV.

1868 Agassiz, L. (Mesoplodon from Nantucket Mass.), Proc. Boston Soc. Nat. Hist., Vol. XI, p. 318.

1869 Allen, J. A., Catalogue of the Mammals of Massachusetts, with a Critical Revision of the Species. Bull. Mus. Comp. Zool., Vol. I, pp. 143—253.

1869 Andrews, W., On Ziphius sowerbyi (Mesoplodon sowerbiensis van Beneden). Trans. Roy. Irish. Acad. Dublin, Vol. XXIV, sci., pp. 429—438, pl. 25.

1870 Andrews, W., Notice of the Capture of Ziphius sowerbyi. Proc. Roy. Irish. Acad. Dublin, ser 2, Vol. I, sci., p. 49.

1870 Krefft, Notes on the Skeleton of a rare whale probably identical with Dioplodon Seychellensis. Proc. Zool. Soc., London, p. 426.

1870 Hector, Transact. New-Zealand. Inst., Vol. II, p. 27.

1871 Gray, Catalogue of Seals and Whales, Suppl.

1871 Ders., Ann. Mag. Nat. Hist., ser. 4, VII, p. 368.

1871 Knox u. Hector, Transact. New-Zealand Inst., Vol. III, p. 125.

1871 Malm, A. W., Hvaldjur i Sveriges Museer. Kongl. Svenska Vet.-Akad. Handl., Stockholm 1871, Vol. IX, pt. 1, No. 2, pp. 104, 6 pls.

1872 Flower, W., On the Recent Ziphioid Whales, with a Description of the Skeleton of Berardius arnouxi. Trans. Zool. Soc., London, Vol. VIII, pt. 3, pp. 203—234, pls. 27—29.
1872 Turner, W., On the Occurence of Ziphius cavirostris in the Shetland Seas, and a Comparison of its Skull with that of Sowerbys Whale (Mesoplodon sowerbyi). Trans. Roy. Soc. Edinburgh, Vol. XXVI, pp. 759—780, pls. 29—30.
1872 Hector, Transact. New-Zealand Inst., Vol. V, p. 166.
1873 Ders., Transact. New-Zealand Inst., Vol. V, p. 167.
1874 Gray, Transact. New-Zealand Inst., Vol. VI, p. 96.
1876 Haast, Notes on Mesoplodon Floweri. Proc. Zool. Soc., London, p. 478.
1878 Flower, W., A further Contribution to the Knowledge of the existing Ziphioid Whales. Genus Mesoplodon. Trans. Zool. Soc., London, Vol. X, pt. 9, pp. 415—437, pls. 71—73.
1880 van Beneden u. Gervais, Osteographie des Cétacés.
1880—1881 Reinhardt J., Mesoplodon bidens, en Tilvaext til den danske Havfauna. Overs. Kongl. Danske Vidensk. Selskab. Forhandl., Kjöbenhavn 1880, pp. 63—72, pl. 2.
1881 Malm, A. H., Om Micropteron bidens (Sow.) Malm, ♂, Smadögling, funna nära Marstrand den 30. Okt. 1881, Göteborgs naturh. Mus. Årsskr., Vol. III, pp. 32—36.
1882 Turner, W., On a Specimen ol Sowerbys Whale (Mesoplodon bidens) captured in Shetland. Proc. Roy. Soc. Edinburgh, Vol. XI, pp. 443—456.
1882 Ders., A Specimen of Sowerbys Whale (Mesoplodon bidens) captured in Shetland. Proc. Roy. Soc. Edinburgh, Vol. XI, pp. 443—456.
1885 Malm, A. H., Om Sowerbys Hval. Oefvers. Kongl. Svenska Vet.-Akad. Förhandl., Stockholm, Vol. 42, No. 5, pp. 121 bis 153, pl. 9.
1885 True, F. W., A Note upon the Hyperoodon semijunctus of Cope. Proc. U. S. Nat. Mus., Vol. VIII, pp. 585—586.
1885 Turner, W., The Anatomy of a Second Specimen of Sowerbys Whale (Mesoplodon bidens) from Shetland. Journ. of Anat. and Phys., Vol. XX, pp. 144—188.
1885 True, F. W., Description of a new species of Mesoplodon, M. Steinejeri etc. Proc. U. St. Nat. Mus., Vol. VIII, p. 584.
1886 Aurivillius, C. W. S., Osteologie und äußere Erscheinung des Wals Sowerbys (Micropteron bidens [Sow.]). Bihang til Svensk. Vet.-Akad. Handl., Vol. 11, pt. 1, No. 10, pp. 40, 2 pls.
1886 Southwell, T. and Clarke, W. E., On the Occurrence of Sowerbys Whale (Mesoplodon bidens) on the Yorkshire Coast. Ann. Mag. Nat. Hist., ser. 5, Vol. XVII, pp. 53—59.
1888 Beneden, P. J. van, Les ziphioides des mers d'Europe. Mém. Cour. et Autres Mém. Acad. Roy. Belge, Bruxelles, Vol. XLI, pp. 119.

1889 Turner, W., On the Occurrence of Sowerbys Whale (Micropteron bidens) in the Firth of Forth. Proc. Roy, Physic. Soc. Edinburgh., Vol. X, pp. 5—13, 1 fig.
1892 Fischer, B., Sur les caractères ostéologiques d'un Mesoplodon sowerbyensis mâle, échoué récemment sur le littoral de la France. Compt. Rend.-Acad. Sci., Paris, Vol. CXIV, pp. 1283—1286.
1893 Rothschild, W., Note on Mesoplodon bidens. Ann. Mag. Nat. Hist., ser. 6, Vol. XI, p. 439.
1893 Forbes, Observations on the development of the rostrum in the cetacean genus Mesoplodon etc. Proc. Zool. Soc., 1893, p. 226.
1893 Southwell, T. and Harmer, S. F., Notes on a Specimen of Sowerbys Whale (Mesoplodon bidens), stranded on the Norfolk Coast. Ann. Mag. Nat. Hist., ser. 6, Vol. XI, pp. 275—284, pl. 15.
1897 Taylor, W., Annals of Scottish Natural History 1897.
1898 Grieg, J. A., Mesoplodon bidens, Sow. Bergens Mus. Aarbog, 1897, No. 5, 31 pp., 2 pls., 6 figs.
1898 Grieg, J. A., „Spidshvalen". Naturen, Vol. XXII, pp. 65—69, fig. 15.
1899 Hyatt, A., Proceedings of the Annual Meeting, May 3, 1899. Report of the Curator, Alpheus Hyatt. Proc. Boston Soc. Nat. Hist., Vol. XXIX, pp. 1—14 (see p. 9).
1900 Taylor, W., Annals of Scottish Natural Hist.
1900 Scharff, R. F., A list of the Irish Cetacea. Irish Naturalist, Vol. IX.
1900 Beddard, Fr. E., A book of Whales. London.
1904 Grieg, J. A., Bidrag til Kjendshaben om Mesoplodon bidens, Sow. Bergens Mus. Aarbog 1904, pt. 1, No. 3, pp. 39, 14 figs.
1904 Taylor, W., Annals of Scottish Natural Hist.
1905 Grieg, J. A., „Spidshvalen", Naturen, Vol. XXIX, pp. 110 bis 115, 3 figs.
1905 Simpson, J., Annals of Scottish Natural History, p. 250.
1905 Anderson, R. J., Some Notes on the Cetacea of the Irish Atlantic Coast, Compt. rend. XL du 6. e Congrès intern. de Zool. Berne.
1906 Allen, Gl. M., Sowerbys Whale on the American Coast. American Nat., Vol. XL.
1907 True, F. W., Science, Vol. XXVI.
1908 Japha, A., Zusammenstellung der in der Ostsee bisher beobachteten Wale, Schriften der Physik. ökonom. Ges. Königsberg, Jahrg. II.
1908 Anthony, R., A propos du Mesoplodon, échoué au Havre en 1825. Paris. C. r. soc. biol.
1909 Andrews, R. C., Description of a new species of Mesoplodon from Canterbury Province New-Zealand. Bull. Americ. Mus. Nat. Hist.
1909 Brasil, L., Les cétacés du Musée d'Histoire naturelle de Caen. Caen.

1909 Anthony, Le Mesoplodon de la Hougue. Compt. rend., Paris, Tome 149, p. 461.

1909 Brasil, L., Sur le Mesoplodon bidens échoué au Havre en 1825. Paris. C. r. soc. biol.

1909 Brasil, L., Un dernier mot sur le Mesoplodon échoué au Havre en 1825. Réponse a M. Anthony. Paris. C. r. soc. biol.

1910 True, F. W., An Account of the beaked Whales of the family Ziphiidae etc. Smith. Inst. Unit. States Nat. Mus. Bull. 73.

1911 Lydekker, R., A rare beaked whale. Proc. Zool. Soc. London.

1912 Weber, M., Seltene Cetaceen an der niederländischen Küste, Tijdschr. d. Ned. Dierk. Vereen. (2) XII.

1913 Kükenthal, W., Sowerbys Wal an der deutschen Ostseeküste, Zoolog. Anz., Bd. XLIII, p. 84.

Tafelerklärung.

Tafel IIIa

Fig. 27. Embryo von Balaena mysticetus L. nach Modell gezeichnet. $^1/_2$ nat. Gr.

Fig. 28. Kopf des Embryos von Balaena mysticetus L. von vorn gesehen. $^1/_2$ nat. Gr.

Fig. 29. Embryo von Platanista gangetica Leb. $^1/_4$ nat. Gr.

Fig. 30. Vorderkopf dieses Embryos. $^1/_2$ nat. Gr.

Tafel IIIb.

Fig. 31. Kopf des Embryos von Platanista gangetica von oben. $^1/_4$ nat. Gr.

Fig. 32. Rechtes Auge des Embryos von Platanista gangetica. Vergr. $2\,^1/_2$.

Fig. 33. Brustflosse des Embryos von Platanista gangetica. $^1/_2$ nat. Gr.

Fig. 34. Embryo eines Pottwales. $^1/_3$ nat. Gr.

Fig. 35. Embryo eines Pottwales, Kopf von unten gesehen. $^1/_3$ nat. Gr.

Fig. 36. Embryo eines Pottwales. Genitalregion $^2/_3$ nat. Gr.

Fig. 37. Embryo von Sotalia guianensis v. Ben. $^2/_3$ nat. Gr.

Tafel IIIc.

Fig. 38. Großer Pottwal von $63\,^1/_2$ Fuß Länge, von vorn gesehen (nach einer Photographie von H. H. Newman).

Fig. 39. Mesoplodon bidens (Ex. No. 33 der Liste).

Fig. 40. Kopf von Mesoplodon bidens (Ex. No. 33 der Liste).

Fig. 41 u. 42. Radiogramm der Vorderextremitäten von Mesoplodon bidens. $^1/_2$ nat. Gr.

Fig. 43 u. 44. Brustbein von Mesoplodon bidens von außen und von innen.

Zur Phylogenie der sogenannten Schenkelporen.

Von

H. v. Eggeling.

Mit 9 Figuren im Text.

Bekanntlich kommen bei zahlreichen Eidechsen an der Ventralfläche des hinteren Rumpfendes und des Oberschenkels eigentümlich gebaute Organbildungen des Integumentes vor, die bei der Frage nach dem Vorhandensein von Hautdrüsen in der Haut der Reptilien eine große Rolle spielen. Das eigentliche Wesen dieser Gebilde ist in morphologischer wie in physiologischer Hinsicht noch dunkel. Die meisten bisherigen Untersucher haben sich bemüht, durch genauestes Studium des Baues dieser Organe zu einer Aufklärung über ihre Bedeutung zu gelangen. Nun kann man aber, wie MAURER (1895, p. 216) hervorgehoben hat, nicht der Ansicht sein, „daß diese Organe, so wie wir sie vor uns sehen, bei Lacertiliern von vornherein entstanden sind. Es wäre nicht verständlich, daß ohne andere morphologische Grundlage ein so eigentümliches Organ in dieser Anordnung sich primär bildete". Es ist im Auge zu behalten, „daß diese Organe eine lange Geschichte hinter sich haben und daß der uns heute vorliegende Zustand nicht ihrem primären Verhalten entspricht". Wie letzteres wohl gewesen sein mag, gelang MAURER nicht festzustellen. Ein zweiter Versuch zur Aufklärung der Stammesgeschichte dieser Organbildungen ist von TÖLG (1905) gemacht worden, blieb aber auf die Gruppe der Lacertilier beschränkt.

Nirgends findet sich in der vergleichend-anatomischen Literatur ein Hinweis darauf, daß bereits in der Gruppe der Amphibien Bildungen vorkommen, die, jedenfalls bei oberflächlicher Betrachtung, eine gewisse Übereinstimmung mit den Einrichtungen der Lacertilier erkennen lassen. In der systematisch-zoologischen und biologischen Literatur aber sind diese Organe nicht ganz unbekannt geblieben. So findet sich bei COPE (1889, p. 209) folgende Angabe: Beim Männchen von Diemyctylus

viridescens sind während der Brunstzeit die hinteren Gliedmaßen verdickt, besonders die Haut an deren Innenfläche. Auf letzterer erheben sich dann quere Falten und die Gebiete zwischen den Falten werden hornig oder chitinös. So finden sich zwischen 10 und 12 quergestellte hornige Platten an der Innenfläche des Oberschenkels und eine unregelmäßige Zahl von solchen auf der Innenfläche der Tibia und des Tarsus. Die rudimentäre äußere und innere Zehe erhalten einen Überzug von derselben Substanz. Diese Bildungen helfen dem Männchen sich während des Vorganges der Kopulation auf dem Weibchen festzuhalten. Die beigegebene Fig. 3 *b* auf Taf. 42 ist nicht sehr geeignet diese Verhältnisse zu illustrieren. In anderen systematischen Werken, wie z. B. bei Gadow (1901) fehlt ein Hinweis auf diese Beobachtungen von Cope. Andererseits weist Werner (1908, p. 141) ganz kurz darauf hin, daß bei Mantidactylus, Petropedetes und anderen Amphibien Drüsen an dem Oberschenkel vorkommen, die bei beiden Geschlechtern sich verschieden verhalten. Genauere Kenntnis von diesen Organe bei Amphibien ist erwünscht, weil wir vielleicht hier Aufklärungen über die Befunde bei Reptilien gewinnen können.

In der vorliegenden Mitteilung soll nur über die Einrichtungen bei Diemyctylus, also einem Vertreter der Urodelen, ausführlicher berichtet werden, während ich auf die Zustände bei Mantidactylus und Petropedetes, beides Gattungen aus der Familie der Ranidae, in einer späteren Veröffentlichung näher einzugehen beabsichtige.

Zum Zwecke der späteren Vergleichung schicken wir der Beschreibung unserer neuen Beobachtungen eine zusammenfassende Übersicht über die bisherigen Kenntnisse von den Organbildungen des Integumentes an der Ventralfläche des hinteren Rumpfendes und der Oberschenkel bei Lacertiliern voraus. Eine klare und sehr anschauliche Schilderung derselben verdanken wir Tölg (1905). Seinem Vorschlag entsprechend bezeichnen wir diese Gebilde als drüsenartige Epidermoidalorgane und verstehen darunter Epidermisgebilde, „die aus einem mehr oder weniger vertieften Epidermisfollikel mit basalem Keimlager und einer aus diesem hervorgegangenen Zellmasse bestehen, die in Form einer Warze aus dem Follikel austritt“. Gewöhnlich ist ein solches Organ einer einzigen kegelförmig erhobenen und in ihrer Form abgeänderten Schuppe eingelagert. Selten liegt es inmitten einer Gruppe von Schuppen, die eine Art Rosette um

dasselbe formieren. Die Organe sind immer in der Mehrzahl vorhanden und entweder in einer kontinuierlichen Reihe oder auf einem schildförmigen Komplex von Schuppen angeordnet. In Bau und Anordnung der Organe bestehen mancherlei Verschiedenheiten. Die Bauverhältnisse geben Tölg Anlaß zwei Haupttypen in der Bildung der drüsenartigen Epidermoidalorgane zu unterscheiden. Bei dem ersten Typus, den Tölg nach dem Vorgang von Boulenger (1885) als Papillarorgane bezeichnet, besteht eine geringe napfförmige Einsenkung der Epidermis, die öfters gelappt ist. Sie dringt nur wenig in das unterliegende Bindegewebe ein und bewirkt auf der Unterseite der Schuppe keine bemerkbare Vorwölbung. Bei dem zweiten Typus ist die Einsenkung der Epidermis sehr viel stärker. Sie geht soweit, daß unterhalb der Schuppe ein, einem Drüsenkörper ähnlicher Follikel sich vorfindet. Nur dieser zweite Typus von Epidermoidalorganen ist bereits länger bekannt und mehrfach bearbeitet worden. Über den ersten Typus haben wir genauere Mitteilungen allein von Tölg. Ein kurzer Hinweis darauf, daß die Papillarorgane wesentlich verschieden sind von den bereits länger bekannten ähnlichen Organen, findet sich bereits bei Boulenger (1885, Vol. 1, p. 251, Anmerkung).

Die Papillarorgane sind scheinbar primitiver gebaut als die Organe des zweiten Typus, weshalb wir mit ihrer Beschreibung beginnen. Nach dem Ort ihres Vorkommens unterscheidet Tölg präanale, ventrale und inguinale Papillarorgane. Ihre Größe ist gering und da sonstige besondere Merkmale fehlen, sind sie wenig auffällig. Sie kommen bei den Gattungen Agama und Aporoscelis, aber nicht bei allen Arten und gewöhnlich nur bei männlichen Tieren vor. Außerdem fand sie Tölg bei Varanus griseus, wo sie bisher noch nicht beobachtet wurden. Präanale Papillarorgane finden sich in einer oder höchstens zwei Reihen bei Agama inermis. Sie „liegen unmittelbar vor der Afterspalte auf den zwei letzten Reihen der größeren Schuppen. Sie werden von der Medianlinie gegen die Inguinalgegend immer kleiner und erstrecken sich distal bis zu den beiden Enden der Kloakenspalte. Dem freien Auge erscheinen sie als gelbliche niedrige Warzen von ovaler Form, welche die Spitze der zugehörigen Schuppen etwas abstumpfen. Die Papillarschuppe nimmt durch die Einlagerung des Papillarorgans naturgemäß eine voluminösere Entwicklung an als die übrigen Schuppen ohne solche Organe. Die Zahl dieser Papillarorgane unterliegt den größten Schwankungen" (p. 30).

Gewöhnlich enthält die hintere Reihe 8—10 Papillarorgane, von denen die am weitesten außen gelegenen stets rudimentär sind. Letzteres gilt auch für die Organe der vorderen Reihe, falls solche überhaupt vorhanden sind. Bei Agama stellio ist neben mehreren Reihen von präanalen Papillarorganen noch eine auf diesen senkrecht stehende Doppelreihe von ebensolchen Papillarorganen in der Mitte der Bauchfläche, also ventrale Papillarorgane, vorhanden. Diese treten hier sehr deutlich hervor und bilden einen gelblichen Streifen. Inguinale Papillarorgane wurden bei einem Exemplar von Varanus griseus in der Zahl von 4—5 auf jeder Seite beobachtet.

Die Schilderung, die Tölg von dem feineren Bau der Papillarorgane gibt, bezieht sich nur auf die präanalen Gebilde. Ein Querschnitt durch eine Papillarschuppe läßt erkennen, daß jedes Papillarorgan aus zwei Hauptteilen besteht, einem basalen plasmatischen und einem äußeren verhornten Abschnitt. Der letztere ragt als eine Hornpapille in Form einer breiten gelblichen Warze über die zugehörige Schuppe hervor, wie eine Eichel aus dem napfförmigen Becher (Tölg, 1905, Taf. 2, Fig. 11). In den Einzelheiten ihres Aufbaues zeigen die Papillarorgane Unterschiede je nach ihrer Größe und nach dem augenblicklichen Zustand des Hornüberzuges des Körpers. Je kleiner die Papillarorgane sind, um so mehr stimmen sie in ihrem Bau mit der benachbarten Epidermis überein. Der Verhornungsprozeß verläuft an ihnen periodisch wie in der übrigen Haut und infolgedessen werden sich die Papillarorgane verschieden verhalten vor, nach und zwischen zwei Häutungen. Ein kleines, ganz einfach gebautes Papillarorgan besteht aus einer seichten becherförmigen Einsenkung des Stratum profundum der Epidermis in das darunter gelegene Bindegewebe der Schuppe. Diese Einsenkung ist hervorgerufen durch eine Vermehrung und Vergrößerung der Zellen im Vergleich mit der benachbarten Epidermis. Sie bietet die Grundlage für eine intensive Wucherung der Körnchenzellen. Diese verhornen nur zum kleinsten Teil vollständig. Die übrigen bleiben bis zur nächsten Häutung als teilweise verhornte Elemente bestehen. Die starke Steigerung des Verhornungsprozesses führt zur Bildung der obenerwähnten Hornpapille, die beim einfachsten Verhalten außen von dem Stratum corneum compactum und endlich von der Grenzschicht (Epitrichialschicht) der Epidermis überzogen wird. Diese beiden Schichten setzen sich ohne Unterbrechung in die entsprechenden Bestandteile der benachbarten

Epidermis fort. Sie sind auf der Höhe des Papillarorganes nur mäßig verdickt im Vergleich mit der Umgebung. Bei größeren und komplizierteren Papillarorganen ist der basale plasmatische Teil beinah ganz in das Bindegewebe der Schuppe versenkt. Er schickt zahlreiche Läppchen in dieses hinein und enthält nur eine einzige Lage von kubischen Basalzellen, die den Keimzellen des benachbarten Rete Malpighii entsprechen. Die Hauptmasse des plasmatischen Abschnittes bilden polyedrische Körnerzellen, die unter wesentlicher Größenzunahme aus den basalen Keimzellen hervorgegangen sind. Indem die Zellen von unten nach oben und außen vorrücken, platten sie sich immer mehr ab und verlieren plötzlich in einer konkav begrenzten Schicht den Kern. Indem außerdem an ihrer Peripherie Verhornung einsetzt, geht ihr plasmatischer Charakter verloren. So entsteht eine kegelförmige Masse, die aus einer großen Zahl spindelförmiger Zellschichten besteht, deren Elemente nur peripher verhornt sind, während sie im Innern noch plasmatische Bestandteile und einzelne Körnchen enthalten. Bisweilen wird diese Hornpapille noch von einem Stratum corneum compactum und einer Grenzschicht der Epidermis überzogen, die sich in aufgefasertem Zustand von der Umgebung her darüber erstrecken. Bei voller Ausbildung des Papillarorganes aber finden sich am Rande des Kegels nur noch einzelne kurze Hornfäserchen, während die beiden Schichten des Stratum corneum compactum und der Grenzschicht in der Peripherie des Kegels aufhören. Das Stratum corneum relaxatum ist in der Epidermis von Agama inermis und Agama stellio stets nur sehr gering entwickelt und besteht aus ein bis zwei feinen Lamellen.

Überblicken wir noch einmal die verschiedenen Formen von Papillarorganen, so ergibt sich aus der obigen Schilderung folgendes Gesamtbild: Jedes Papillarorgan wird dargestellt durch eine kugelige Verdickung der Epidermis, die eine Vorwölbung nach außen wie nach innen verursacht. Die Verdickung kommt zustande durch eine Vermehrung der Zellen des Stratum malpighii, die verbunden ist mit einer sehr starken Hornbildung. Je lebhafter die letztere ist, um so stärker sind die Körnerzellen vermehrt, und deren massenhafte Produktion mit anschließender Verhornung bewirkt, daß die sich immer mehr vorwölbende Hornmasse die offenbar gar nicht oder nur wenig dehnbaren Hornschichten der gewöhnlichen Epidermis, die den äußeren Abschluß bilden, nämlich das Stratum corneum compactum und die Grenzschicht, durchbricht.

Der zweite Typus der drüsenartigen Epidermoidalorgane ist nach der Schilderung von Tölg (1905), wie oben bereits erwähnt, durch den Besitz einer Art von Drüsenkörper ausgezeichnet, eines Säckchens oder Follikels, der unterhalb der Schuppe gelegen ist. Wegen dieser Eigentümlichkeit sind die Organe des zweiten Typus am besten unter dem Namen der Follikularorgane zusammenzufassen.

Die Follikularorgane sind schon seit langer Zeit bekannt und wiederholt Gegenstand eingehender Untersuchungen geworden. Unter den vorliegenden Schilderungen dieser Organe ist die von Leydig (1872) von grundlegender Bedeutung. Eine weitere wesentliche Förderung erfuhr unsere Kenntnis derselben durch Maurer (1895), Schaefer (1902), Tölg (1905).

Es werden an den Follikularorganen schon seit Meissner (1832) zweckmäßig drei Hauptteile unterschieden. Diese sind: 1. Die Schuppe, die sich durch ihre Größe oder ihre Form von benachbarten Schuppen unterscheidet; 2. eine Papille, die aus mehr oder weniger fester Hornmasse besteht, in wechselndem Umfang über die Oberfläche der Schuppe vorragt und meistens aus einer Art Grübchen oder Pore an der Schuppenoberfläche hervortritt; und endlich 3. der unterhalb der Schuppe gelegene Follikel.

Derartig zusammengesetzte Follikularorgane kommen an verschiedenen Stellen der ventralen Oberfläche des hinteren Körperendes und des Oberschenkels vor. Je nach ihrer Lokalisation pflegt man vier verschiedene Unterarten von Follikularorganen zu unterscheiden. Es sind dies folgende:

1. Femoralorgane; sie stellen die am weitesten verbreitete und am meisten untersuchte Form der Follikularorgane dar. Sie liegen an der Ventralfläche des Oberschenkels, nahe dessen hinterem medialen Rand und bilden eine kontinuierliche Reihe, die sich von der Kniebeuge bis zur Inguinalgegend ausdehnt, (Tölg 1905, Taf. I, Fig. 1).

2. Analorgane; sie liegen unmittelbar vor der Kloakenspalte.

3. Präanalorgane in einiger Entfernung kranial von der Kloakenspalte gelegen. Ein ausschließliches Vorkommen von Präanalorganen findet sich namentlich beim Fehlen der hinteren Gliedmaßen.

4. Inguinalorgane; dargestellt durch mediale Reste verlorener Femoralorgane, in der Leistengegend, gewöhnlich nur in geringer Anzahl.

Öfters finden sich Femoralorgane, Inguinalorgane und Präanalorgane bei demselben Tier vereinigt vor (Tölg, Taf. 1, Fig. 3).

Die Femoralorgane sind am längsten bekannt und am meisten untersucht worden. Die älteren Angaben über dieselben sollen hier nur kurz erwähnt werden nach den Darstellungen von Leydig (1872), Schaefer (1902), Tölg (1905). Danach sind diese Organe zuerst von Linné (1758) unter dem Namen der Puncta callosa beschrieben worden. In den folgenden Jahren findet man sie mehrfach erwähnt in systematisch-zoologischen Werken, da sie nur insofern berücksichtigt wurden, als sie verwertbar waren für die Unterscheidung von Arten und Gattungen (z. B. Duméril 1834). Auf das Vorhandensein der drüsenartigen Follikel unter den Organen wies zuerst Duvernoy (1768) hin. Die ersten Abbildungen der Follikel enthalten die Abhandlungen von Brandt (1829) und Johannes Müller (1830). Dugés (1829) erkannte, daß die Papillen das Produkt der Follikel sind, und Wagler (1830) wies zum erstenmal darauf hin, daß die Follikularorgane offenbar in Beziehung zum Geschlechtsleben stehen. Eine recht genaue Beschreibung von der Anatomie der Organe lieferte bereits C. F. Meissner (1832). Er erklärte, daß nach seinen Beobachtungen an lebenden Tieren niemals ein Austritt von Flüssigkeit aus diesen Organen festgestellt werden konnte, während Cuvier (1835) wiederum den Austritt von schleimiger Flüssigkeit aus den Organen behauptet. Nach der Schilderung von Otth (1833) hat die Papille eine hornartige Beschaffenheit. Die Benennung der Organe hat mancherlei Wechsel erfahren. Viele Namen sind rasch wieder verschwunden, dagegen hielt sich sehr lange Zeit die von Brandt (1829) eingeführte Bezeichnung Schenkelporen und die der Auffassung der Organe entsprechende Benennung Schenkeldrüsen, die wir auch bei Leydig (1857, 1872) im Gebrauch finden. Maurer (1895) zeigte beide Namen als nicht dem Bau der Organe entsprechend und führte deshalb die Benennung Schenkelorgane oder Femoralorgane ein.

Die Lage der Femoralorgane ist regelmäßig an der medialen Kante der Ventralfläche des Oberschenkels, meist in einer einfachen Längsreihe, die niemals unterbrochen ist. Nach einer Angabe von Gegenbaur (1898, p. 116) sollen sie gelegentlich auch, und zwar bei den Gattungen Aleponotus und Metopoceras, in doppelter Reihe vorkommen, was von anderer Seite nicht bestätigt wurde (Schaefer 1902, p. 38 Anmerkung). In distaler Richtung dehnen sich die Femoralorgane niemals über die Knie-

beuge hinaus aus; proximalwärts können sie bis zur ventralen Mittellinie reichen, so daß die beiderseitigen Reihen in einem stumpfen Winkel ineinander übergehen. Je ein Femoralorgan entspricht einer besonders ausgestalteten Schuppe, die Tölg zweckmäßig als Papillarschuppe bezeichnet. Diese Papillarschuppen erheben sich in Form eines abgestutzten Kegels über ihre Umgebung und bilden in ihrer Gesamtheit eine Art Leiste. Vor dieser Leiste ist der Oberschenkel mit verhältnismäßig großen, sich dachziegelförmig deckenden Schuppen überzogen. Hinter der Leiste liegen nur sog. Körnerschuppen (Tölg 1905, p. 9). Nach Schaefer (1902, p. 44) sind die Papillarschuppen an ihrem hinteren Rande gezackt. Dagegen findet Tölg, daß die Papillarschuppen an der Basis kontinuierlich in kleinere Schuppen übergehen und deutet an, daß die Zacken vielleicht vorgetäuscht werden durch mindestens zwei, vielleicht auch mehrere, Körnerschuppen, die sich an die Papillarschuppen anschließen (1905, p. 13). Auf der Spitze der kegelförmigen Erhebung einer Papillarschuppe, entsprechend der Grenze zwischen Ober- und Unterseite der Schuppe (Tölg, p. 12), findet sich eine Öffnung oder Pore, die meist als oval angegeben wird, während sie nach Maurer (1895) und Schaefer (1902, p. 44) auch rund sein kann. Über die Lage der Pore zur Oberfläche oder Ausdehnung der Schuppe gehen die Angaben auseinander. Nach älteren Darstellungen würde die Pore etwa auf der Mitte der Papillarschuppe zu liegen kommen. Nach Batelli (1880, p. 358) findet sich die Öffnung des Femoralorganes im unteren Drittel der großen Schuppen, deren Crista hier eine Unterbrechung zeigt. Aus der Darstellung von Schaefer (1902, p. 44) ist zu entnehmen, daß die Pore wohl mehr nach dem hinteren Rand der Schuppe zu gelegen ist, während Tölg (1905, p. 14) betont, daß die Pore größtenteils noch auf der Vorderfläche der Schuppe sich öffnet. Ein Widerspruch liegt auch darin, daß nach Schaefer (1902, p. 45) die Längsachse der ovalen Pore der Längsachse der Schuppe parallel verläuft, während nach Tölg (1905, p. 12) die ovale Öffnung senkrecht zur Längsachse der Schuppe steht. In manchen Fällen, und zwar namentlich bei weiblichen Tieren, erscheint die Pore als eine seichte Vertiefung, die allein das Vorhandensein eines Femoralorganes kundgibt. Meist aber tritt aus der Pore eine Papille hervor, deren Ausbildungsgrad sehr verschieden ist. Sie ist am mächtigsten entfaltet bei männlichen Individuen zur Paarungszeit. Kleiner ist sie während des übrigen Teiles des Jahres, sehr klein, da sie leicht abfällt, vor allem bei weiblichen Individuen. Eine in die Tiefe

gehende Furche liegt nach der Angabe von MAURER zwischen der Papille und dem scharf umgrenzten Epidermisrand der Pore. Zur Zeit der Kopulation hat die Papille eine gelbe Farbe, während sie sonst grau erscheint (LEYDIG 1872, p. 12). Sie stellt einen festen hornartigen Körper dar, der nicht eigentlich kegelförmig, sondern etwas seitlich zusammengedrückt ist. LEYDIG (1872) beschreibt den freien bogigen Rand der Papille als eingekerbt. Er trägt Furchen, die sich auf den Seitenflächen nach unten fortsetzen und erkennen lassen, daß die gesamte Papille aus der Verschmelzung einzelner stäbchen- oder walzenförmiger Massen hervorgegangen ist, die aus der Tiefe des Follikels auf die Oberfläche emporsteigen (LEYDIG 1872, p. 12, Taf. VII, Fig. 89, 90; TÖLG 1905, p. 13, Taf. II, Fig. 9). Die einzelnen Stäbchen des Hornzapfens stehen nebeneinander in einer Reihe quer zur Längsachse der Schuppe.

Eine von der eben gegebenen Beschreibung abweichende Form der Papille beobachtete TÖLG (1905, p. 26) an den Femoralorganen von Lacerta viridis var. major; sie zeigt hier nämlich keine Furchen und keine Zusammensetzung aus einzelnen stäbchenförmigen Gebilden, sondern erscheint als eine kompakte, ziemlich feste Masse von der Gestalt eines außen abgerundeten Pfropfens, der die Pore verschließt.

Über die Verteilung der Femoralorgane unter den verschiedenen Gattungen und Arten von Lacertiliern gibt das Werk von BOULENGER (1885) Auskunft. Einen Auszug aus demselben in tabellarischer Zusammenstellung bringt die Abhandlung von SCHAEFER (1902, p. 31—40), doch soll sie nach TÖLG (1905, p. 2) einige Unrichtigkeiten enthalten. Aus diesen Angaben ist zu entnehmen, daß unter den Lacertiden die Femoralorgane nur bei den beiden Gattungen Tachydromus und Aporosaura fehlen. Im übrigen kommen unter den Lacertiden die Femoralorgane bei beiden Geschlechtern vor. Dagegen fehlen sie dem Weibchen stets bei der Gattung Hemidactylus unter den Geckonidae und auch sonst noch gelegentlich bei anderen Familien.

Die Größe und Zahl der Femoralorgane wechselt nicht bloß bei verschiedenen Tierformen, sondern innerhalb derselben Art auch bei verschiedenen Individuen und auf beiden Seiten desselben Individuums. Offenbar schwankt die Größe weniger als die Zahl der Femoralorgane bei derselben Tierart und nimmt gleichzeitig mit der Komplikation des Baues von der Bauchgegend gegen das Knie hin ab. Anscheinend ist die Zahl der Organe weniger von der Größe der Tierart als von der Größe der Schuppen des be-

treffenden Tieres abhängig (Tölg 1905, p. 10). Über die individuellen Schwankungen in der Zahl der Femoralorgane bei den leicht zugänglichen einheimischen Eidechsenarten geben eine ganze Reihe von Angaben in der Literatur Auskunft. So findet Leydig (1872, p. 183 u. 213) bei Lacerta viridis 16—20 Organe (15—17 nach Vogt und Yung 1889, p. 639), bei Lacerta vivipara 9—12. Noch ausgiebiger sind die Mitteilungen über Lacerta agilis und Lacerta muralis. Bei ersterer Form beobachtete Leydig (1872, p. 198) 11—14 Organe, Schaefer (1902, p. 43) 10—15, während Tölg (1905, p. 10) als Mittelzahl 16 angibt. Bei Lacerta muralis soll nach Leydig (1872, p. 226) die Zahl der Organe jederseits bis zu 20 betragen. Schaefer (1902, p. 43) fand bei 30 Individuen ein Schwanken zwischen 19 und 25 und Tölg (1905, p. 10) gibt als Durchschnitt 20 Organe an.

Außer den Femoralorganen sind in dem Werk von Boulenger (1885) und den Tabellen von Schaefer (1902) auch alle übrigen Typen von Follikularorganen nach ihrer Verteilung bei Lacertiliern berücksichtigt.

Der Bau der Femoralorgane ist offenbar bei sehr zahlreichen Formen derselbe. Er ist von verschiedenen Forschern an einem zahlreichen Material untersucht worden. Besonders ausgedehnt waren die Forschungen von Tölg. Er lernte die Femoralorgane kennen bei Lacerta agilis, Lacerta muralis, Lacerta serpa, Lacerta viridis, Lacerta viridis var. major und Acanthodactylus pardalis. Ferner untersuchte er von Formen mit Femoral- und Präanalorganen Uromastix acanthinurus und studierte die Analorgane bei Liolaemus pictus, die Präanalorgane bei Blanus cinereus, die Inguinalorgane bei Tachydromus tachydromoides. Frühere Autoren haben außer einigen der bereits bei Tölg genannten Lacertilier noch verschiedene andere Formen untersucht; so Leydig (1872, 1892) Lacerta vivipara und Lacerta ocellata; Maurer (1895, p. 332) erwähnt ein gleichartiges Verhalten der Femoralorgane bei Lacerta und beim Gecko, und Schaefer (1902) hat auch männliche und weibliche Tiere von Sceloporus acanthinus und Acanthodactylus velox untersucht.

Den näheren Schilderungen vom Bau der Femoralorgane ist fast ausnahmslos als Typus die Gattung Lacerta zugrunde gelegt. Wenn man die Haut von der Ventralfläche des Oberschenkels ablöst und die Femoralorgane von der Innenseite betrachtet, so erkennt man die Follikel, die unter der Schuppe gelegen sind, als kleine abgeplattete linsenförmige Körper. Die Abflachung erfolgte

senkrecht zur Schuppe (Tölg, p. 11). Allgemein wurde beobachtet, daß die Follikel ebenso wie die Papillen beim Weibchen kleiner sind als beim Männchen. Besonders klein und unvollkommen in ihrer Ausbildung sind nach der näheren Beschreibung von Schaefer (1902, p. 53) die Follikel bei den Weibchen von Sceloporus acanthinus. Außerdem bestehen Unterschiede in der Größe der Follikel nach den Jahreszeiten respektive Funktionszuständen. Zur Brunstzeit haben die Follikel des Männchens eine honiggelbe Farbe und erscheinen saftig geschwollen und verdickt. Während der übrigen Jahreszeit haben sie mehr eine grauweiße Färbung und sehen trockener aus (Schaefer 1902, p. 54). Jeder einzelne Follikel zerfällt in einen schmalen stielförmigen Anfangsteil und in einen breiten, angeschwollenen blinden Endabschnitt, den Fundusteil.

Der Stielteil hat eine zylindrische oder etwas abgeplattete Form. Beim Herantreten an die Unterfläche der Schuppe bildet er eine mehr oder weniger ausgeprägte Krümmung und durchsetzt dann die bindegewebige Unterlage der Schuppe, meist in schräger, gelegentlich auch in senkrechter Richtung (Schaefer 1902, p. 45; Tölg 1905, Taf. II, Fig. 8). Der angeschwollene Fundusteil ist offenbar, wie aus den Schilderungen von Leydig (1872), Schaefer (1902), Tölg (1905) entnommen werden muß, je nach Tierart, Geschlecht und Jahreszeit in verschieden starkem Maße von dem Stielteil abgesetzt. Während er bei geringer Ausbildung (Leydig, Taf. VII, Fig. 89) unter allmählicher Zunahme an Breite und Dicke aus dem Stielteil hervorgeht, erscheint er bei starker Ausbildung wulstförmig, scharf vom Stielteil abgehoben, so daß der ganze Follikel die Gestalt eines seitlich zusammengedrückten, mehr oder weniger verzerrten Pilzes darbietet. Die Ränder des angeschwollenen Fundusteiles überragen dabei den Stielteil wie der Hut eines Pilzes dessen Stiel. Diese Form des Follikels hat Tölg (p. 11—12) mit geringen Abweichungen und unwesentlichen Verschiedenheiten bei sämtlichen Lacertiden beobachtet. Nach den übereinstimmenden Angaben aller Autoren besteht ein gut ausgebildeter Follikel bei weitem in der Mehrzahl aller Fälle aus einer Anzahl von schlauchartigen Unterabteilungen, deren Zahl je nach der Größe des Follikels schwankt. Diese beträgt im höchsten Falle 9, meist 7, oft auch in den kleineren Follikeln am Ende der Reihe nur 2—3. Die Zerlegung des Follikels in einzelne Schläuche geschieht durch Bindegewebssepten, die von der einen Fläche zu der anderen Fläche hindurchgehen und sehr verschieden weit nach oben hin sich ausdehnen. Oft greifen sie auch nicht so tief, daß sie bis auf die ent-

gegengesetzte Fläche gelangen, sondern stellen nur Rinnen an der Oberfläche des Organes dar. Dies gilt namentlich für den Stielteil. Hier beobachtet man auf dessen freigelegter Fläche Einkerbungen, die parallel zur Längsrichtung verlaufen. Sie verschwinden nach außen hin gegen die Stelle, wo der Stielteil in die Schuppe eintritt und nach der Darstellung von Tölg (p. 12) auch nach abwärts gegen den Fundusteil. Dies ist deutlich sichtbar auf Taf. II, Fig. 8 bei Tölg. Dagegen läßt keine Figur (auch nicht bei Leydig 1872 und bei Schaefer 1902) die Zusammensetzung des gesamten Organes aus einer Reihe röhrenförmiger Unterabschnitte deutlich sehen. Am ersten ist dies noch kenntlich auf Schaefers Taf. III, Fig. 1. Nach Tölg dehnt sich die Zerlegung in röhrenförmige Unterabteilungen bis etwa zur Hälfte des Stielteiles hinauf aus. Die einzelnen Röhren sind so angeordnet, daß das ganze Organ, von der Fläche gesehen, fächerförmig aufgebaut erscheint. (Leydig, Maurer, Schaefer, Tölg.) Wenn auch diese Lappung offenbar sehr verschiedengradig ausgebildet sein kann, nimmt doch der Follikel des Femoralorganes von Lacerta viridis var. major eine ganz besondere Stellung dadurch ein, daß hier selbst bei ganz voll ausgebildeten Organen die Zusammensetzung aus fächerförmig angeordneten Röhren gänzlich fehlt. Vielmehr erscheint der ganze Follikel als ein gleichförmiger Sack, der von einem schmalen Stielteil aus allmählich immer mehr anschwillt und infolge der Abflachung mit einer ziemlich scharfen Kante basal endigt. Die in den Sack eindringenden Bindegewebssepten fehlen hier durchaus. Dagegen sind an dem einheitlichen Follikel von Lacerta viridis var. major ebenso wie bei den fächerförmig gelappten Follikeln anderer Lacertilier weitere Zerlegungen in feinere Unterabteilungen bemerklich. Bei schärferem Zusehen bemerkt man nämlich auf der Oberfläche scharf begrenzte, scheinbar polygonale Bezirke, die erkennen lassen, daß die beiden Außenflächen des Follikels mit einer sehr großen Zahl kleiner, eng aneinanderliegender, sackförmiger Ausstülpungen besetzt sind. Auf dem Stielteil fehlen diese Säckchen. Den röhrenförmigen Hauptabschnitten der Follikel entsprechen die stäbchenartigen Bestandteile der Hornpapille, die oben erwähnt wurden (Tölg 1905, p. 13).

Betrachten wir endlich die Lage und Anordnung der Follikel, so finden wir die Angabe von Leydig (1872, p. 11), daß die Follikel unter der Lederhaut sich befinden und nicht in deren Dicke eingebettet sind. Ihr blindes Ende steht immer in nahen Beziehungen zu einem großen Lymphraum, der auch veranlaßt, daß die Prä-

paration und Ablösung der Follikel von der darunter gelegenen Muskulatur außerordentlich leicht geschieht. Bei weiblichen Tieren liegen die relativ kleinen Follikel einzeln. Sie füllen kaum den Raum unter der entsprechenden Schuppe aus und berühren sich gegenseitig meist gar nicht. Sie liegen ebenso wie die zugehörigen Poren und Papillen in einer geraden Linie (SCHAEFER, p. 44). Bei männlichen Tieren überragt jeder gut ausgebildete Follikel den Bezirk der zugehörigen Schuppe. Alle einzelnen Follikel sind zu einer einheitlichen Organgruppe zusammengefaßt und bilden einen von gemeinsamer Bindegewebshülle bedeckten Wulst. Innerhalb dieses Wulstes überlagern sich die einzelnen Follikel gegenseitig wegen Raummangels in einer regelmäßigen Folge gegen das mediane Ende der Reihe. Mit dieser Darstellung von TÖLG (1905, p. 10) stimmt die von SCHAEFER (1902, p. 45) gegebene insofern nicht überein, als letzterer angibt, daß die Follikel nicht sich gegenseitig überlagern, sondern abwechselnd nach rechts und links von der geraden Linie abweichen. Die schräge Lagerung des Follikels bringt es mit sich, daß die Außenfläche des Stielteiles und ein kleiner Abschnitt des Fundusteiles mit der Cutis der Schuppenunterfläche fest verwachsen ist. Nur ein beschränkter Teil der Follikel liegt auf der Innenfläche des ganzen Organwulstes frei und steht in Beziehung zu dem erwähnten Lymphraum, während der Hauptteil der Follikeloberflächen der Verbindung mit den benachbarten und der Schuppe dient.

Nach dem feineren Bau der Follikel unterscheidet TÖLG (1905, p. 7) zwei Unterarten von Femoralorganen. Bei der ersten Unterart funktioniert die ganze Wand des Follikels, bei der zweiten nur deren basaler Teil als Keimlager für die aus der Öffnung der Schuppe hervorragende Hornpapille.

Die erste Unterart wurde von TÖLG nur bei Lacerta viridis var. major beobachtet und beschrieben (1905, p. 27ff., Taf. II, Fig. 12). Die Wand des ganzen Follikels, des Stielteiles und des Fundusteiles mit seinen zahlreichen kleinen seitlichen Ausstülpungen ist gleichmäßig ausgekleidet von einem mehrschichtigen Epithel, das als direkte Fortsetzung der tieferen Schichten der freien Epidermis erscheint. Nur die Grenzschicht und das Stratum corneum compactum der Epidermis hören auf der Schuppenoberfläche dort auf, wo der Follikel in die Tiefe sich einsenkt. Alle anderen Epidermisschichten sind in den Follikel hinein fortgesetzt. Man findet also in dessen Wand, dem Bindegewebe angelagert, zunächst ein basales Stratum malpighii aus kubischen Zellen mit rundem,

zentral gelegenen Kern und einem feinkörnigen Protoplasma. Oberhalb dieser Schicht von Basalzellen liegen ein bis zwei Lagen ebenfalls feinkörniger, plasmatischer Zellen, die nach oben hin sich abflachen. Daran schließen sich spindelförmige Zellen mit flachem Kern und zahlreichen Körnchen im Protoplasma. Diese Körnchenzellen wandeln sich dann in äußerst feine Hornschüppchen auf der Oberfläche um. Die letzteren bleiben nicht lose nebeneinander liegen, sondern schließen sich mit ihren verhornten Randzonen zu einem einheitlichen System von Hornlamellen zusammen. Diese entsprechen dem Stratum corneum relaxatum der Epidermis. In kleinen, schwach ausgebildeten Femoralorganen lassen sich die Hornlamellen in vielfach gewundenem Verlauf längs der ganzen Wand ohne Unterbrechung in die entsprechenden Teile der Epidermis verfolgen. Bei Lacerta viridis var. major ist die Periodicität der Verhornung auch innerhalb des Follikels noch nicht ganz verschwunden. Sie macht sich bemerklich durch Schichtenbildung, die aber innerhalb des Follikels nicht so ausgesprochen ist wie auf der freien Epidermis. „. . immerhin finden wir aber auch hier von der Peripherie gegen das Zentrum fortschreitend gleichwertige Schichten übereinander, die ihre gleichzeitige, periodische Entstehung durch ihr Verhalten zu Farbstoffen verraten. Wahrscheinlich ist die Schichtenbildung hier nicht auf eine Unterbrechung des Verhornungsprozesses, sondern nur auf eine Steigerung desselben zur Zeit der Häutung zurückzuführen.“ In welcher Weise in den ganz großen Follikeln der ersten Unterart die Hornlamellen zusammengeschlossen sind zu dem die Lichtung völlig erfüllenden und den Porus verschließenden Hornpfropf, ist von Tölg nicht näher geschildert. Jedenfalls ist ganz unabhängig von der Größe des Follikels an der Bildung des Hornpfropfens die gesamte Auskleidung des Follikels gleichmäßig beteiligt. Das Verhalten dieser ersten Unterart der Follikelbildung zeigt eine große Ähnlichkeit mit dem Bau einer Schuppentasche, wie Tölg wiederholt hervorhebt, ohne daß aber an einen genetischen Zusammenhang beider Bildungen gedacht werden könnte.

Die zweite Unterart von Follikularorganen, bei welcher nur der basale Teil des Follikels als Keimlager für die Hornpapille dient, zeichnet sich vor der ersten Unterart schon bei flüchtiger Betrachtung dadurch aus, daß die gesamte Follikelwand nicht eine gleichmäßige ist, sondern in zwei Hauptteile sich gliedert, einen äußeren oberflächlichen und einen tiefen basalen Abschnitt. Diese Gliederung fällt nicht ganz zusammen mit der äußerlichen Son-

derung in einen Stielteil und Fundusteil. Der äußere oberflächliche Abschnitt des Follikels umfaßt nämlich nur eine größere oder geringere Strecke des Stielteiles, während der basale Abschnitt durch den Rest des Stielteils und den gesamten Fundusteil dargestellt wird. Auf einem Längsschnitt oder Frontalschnitt, wie sie bei Maurer (1895, Taf. VII, Fig. 10) und Tölg (Taf. II, Fig. 10, Taf. III, Fig. 14) abgebildet sind, lassen sich die beiden in ihrem inneren Bau verschiedenen Abschnitte des Follikels leicht erkennen. Der oberflächliche oder äußere Abschnitt zeichnet sich aus durch den Besitz eines Lumen, das mehr oder weniger vollständig durch die in die Tiefe des Follikels hineinreichende Hornpapille ausgefüllt wird. Der tiefe basale Abschnitt des Follikels aber ist vollständig massiv und besteht aus Zellen epidermoidaler Herkunft, die das Keimlager für den Hornzapfen bilden. Über die Einzelheiten des Baues und der Funktion der verschiedenen Abschnitte gehen die Meinungen stellenweise auseinander. Wir betrachten am besten zuerst den oberflächlichen, dann den basalen Abschnitt und endlich den von beiden umfaßten, respektive gebildeten, Hornzapfen.

Der oberflächliche Teil erscheint von einem mehrschichtigen Plattenepithel ausgekleidet, das sich von der Epidermis her unverändert in die Tiefe des Follikels hinein einsenkt. Dabei nimmt seine Dicke allmählich ab, bis schließlich an der Grenze gegen den tiefen Teil nur noch eine einfache Lage von kubischen Basalzellen in ursprünglichem Verhalten übrig geblieben ist, während die polygonalen und abgeplatteten Zellen des Stratum malpighii durch andere Elemente ersetzt werden. Schaefer (1902, p. 47) beobachtete bei Lacerta muralis, daß an dem der Unterfläche der Schuppe zugekehrten Wandabschnitt des obersten Follikelteiles stets eine stark abgeplattete Zellenlage sich findet. Zwischen der Epidermis, die den Anfangsteil des Follikels auskleidet, und dem im Lumen enthaltenen Hornzapfen besteht nach Maurer (1895, p. 213) ein schmaler Spaltraum, der nach unten hin sich immer mehr verjüngt und schließlich verschwindet. Dies geschieht dadurch, daß die den Hornzapfen zusammensetzenden Zellen in die epidermoidale Auskleidung der Follikelröhre kontinuierlich übergehen, indem sie nach außen umbiegen. Während nach der Darstellung von Maurer nur das Rete malpighii ohne Stratum corneum in den Follikel hinein sich fortsetzt, so daß also das Stratum corneum der freien Epidermis von dem Hornzapfen durchbrochen wird, stimmen Schaefer (p. 48) und Tölg (p. 21) darin überein, daß auch Bestandteile der Hornschicht noch eine Strecke weit in

den Follikel sich fortsetzen. Sie geben beide an, daß die Grenzschicht der Epidermis am Rand der Femoralpore aufhört, ebenso ein Teil des Stratum corneum compactum. Aber ein anderer Teil des letzteren setzt sich mit den übrigen Schichten der Epidermis in die Tiefe fort und bildet in der Gestalt vielfach aufgefaserter feiner Hornlamellen, die als feinmaschige zarte Schicht erscheinen, eine Verbindung zwischen der Oberfläche der epidermoidalen Auskleidung und der des Hornzapfens. Tölg (p. 27) findet, daß die Auskleidung des oberen Follikelteiles dem gesamten Follikel von Lacerta viridis var. major sehr ähnlich ist.

Bei der Beschreibung des tiefen Abschnittes des Follikels, der, wie erwähnt, die tiefere Strecke des Stielteiles und den gesamten röhrenförmig gestalteten Fundusteil nebst dessen zahlreichen kleinen Aussackungen umfaßt, gehen wir am besten von der Wand aus nach innen. Hier finden wir zu äußerst dem Bindegewebe anliegend eine basale Zellenlage aus kleinen kubischen Elementen. Diese besitzen ein feinwabiges (Schaefer, p. 48) oder sehr feinkörniges dunkles Protoplasma (Tölg, p. 21) und einen großen Kern. Stellenweise sollen diese Elemente auch durch den Druck abgeplattet sein (Maurer, p. 213, Tölg, p. 21). Offenbar finden sich diese abgeplatteten Zellen in der Gegend der Grenze zwischen dem oberflächlichen und tiefen Abschnitt der Follikelauskleidung respektive am oberen Ende der röhrenförmigen Follikelabschnitte, ehe diese zu dem einheitlichen Anfangsstück des Stielteils zusammen fließen. Die vorliegenden Angaben und Abbildungen lassen dies nicht genau erkennen[1]). Während Maurer und Tölg keinen Zweifel darüber lassen, daß die kubischen oder abgeplatteten Basalzellen des tiefen Follikelabschnittes in die Keimzellen des Stratum malpighii oder des oberen Follikelabschnittes und weiterhin der freien Epidermis übergehen, ist Schaefer (p. 49) zu einer abweichenden Meinung gelangt. Diese erläutert er in folgenden,

1) Nach Tölg (p. 24) muß angenommen werden, daß zwischen dem unteren Ende des mehrschichtigen Plattenepithels des oberflächlichen Follikelabschnittes und dem an Körnchenzellen reichen Epithel des tiefen Abschnittes, etwa dort, wo die Follikelröhren zum gemeinsamen Gang zusammenfließen, die Epithelzellen der Septen und des gemeinsamen Ganges, „wenn überhaupt noch vorhanden, sich in äußerst feine Hornfäserchen umwandeln, die schließlich überhaupt den letzten Rest des Epithels der Septen repräsentieren“. Die Figuren von Maurer, Taf. VII, Fig. 10 und Tölg, Taf. II, Fig. 10 einerseits lassen sich nicht gut mit Tölg, Taf. III, Fig. 14 andererseits in Einklang bringen.

nicht recht verständlichen Sätzen: „Zu der von MAURER vertretenen Auffassung, daß die periphere Zellage des Drüsenkörpers in die basale Zellage der Epidermis übergeht, . . . kann ich mich nach den von mir gemachten Untersuchungen nicht verstehen. Man sieht auf Schnitten ganz deutlich, daß nicht die periphere Schicht des Drüsenkörpers in die basale Zellage der Epidermis übergeht, sondern daß von der untersten Zellschicht der Epidermis, welche beim Übergang in die Drüsenmündung sich in die Tiefe gesenkt hat, erst die periphere Begrenzung des untersten Teils des Drüsenkörpers gebildet wird."

Das Zentrum des tiefen Follikelabschnittes wird vollständig ausgefüllt durch zwei Arten von Zellen, die wir nach dem Vorgang von TÖLG am besten als Körnerzellen und Zwischenzellen unterscheiden. Während MAURER und TÖLG über den histologischen Charakter dieser beiden Zellarten im ganzen übereinstimmen, nimmt SCHAEFER einen abweichenden Standpunkt ein. LEYDIG hat offenbar nur die Körnerzellen beobachtet; er schildert sie (1872, p. 12) als Elemente von zarter Umgrenzung, aufgebaut aus feinkörniger Substanz, untermischt mit feinkörnigem Fett, und vergleicht sie mit den Zellen in der Tiefe der Talgdrüsen. Die Körnerzellen überwiegen an Zahl bedeutend die Zwischenzellen. Es sind große, eiförmige oder polyedrische Elemente, deren Plasmakörper eine große Zahl dicht beisammen liegender, stark lichtbrechender Körner enthält. Ein kugeliger Kern, der meist mehrere Kernkörperchen einschließt, befindet sich im Zentrum der Zelle. Die Körnchen zeichnen sich dadurch aus, daß sie bei der Färbung nach VAN GIESON in jugendlichen und vollentwickelten Körnerzellen nicht färbbar sind (MAURER). SCHAEFER beobachtete in der Regel an den großen Körnerzellen ein schaumiges, grobmaschiges Protoplasma und hebt nur gelegentlich eine grobe Körnelung der Zelle hervor, die offenbar in der Mehrzahl seiner Präparate durch Lösung der Körnersubstanz verschwunden ist, woraus sich die netzige Protoplasmastruktur erklärt (TÖLG). MAURER (p. 220) schreibt den Körnern der Körnerzellen ähnlich wie LEYDIG einen fettartigen Charakter zu. Die Zwischenzellen liegen als kleine, stark abgeplattete Elemente zwischen den großen Körnerzellen. Sie besitzen ein feinkörniges Protoplasma und einen flachen scheibenförmigen Kern (MAURER, p. 213; TÖLG, p. 22). SCHAEFER erkennt die sogenannten Zwischenzellen von MAURER und TÖLG nicht als selbständige zellige Elemente an, sondern deutet sie als oberflächliche Teile des Protoplasmas von Epidermiszellen, deren Zentrum in

eine Körnerzelle umgewandelt wurde. Diese oberflächlichen Protoplasmaschichten sollen ein Netzwerk zwischen den Körnerzellen bilden, das später verschwindet.

Ein anderer Punkt, über den die Ansichten der Forscher auseinandergehen, ist die Frage nach der Verteilung der beiden Zellarten im Zentrum des tiefen Follikelabschnittes. Körnerzellen finden sich überall in voller Ausbildung bis gegen den oberflächlichen Follikelabschnitt hin. Zwischenzellen kommen nach Maurer (p. 215) auch bereits in den tiefsten Lagen des röhrenförmigen Follikels vor. Dagegen muß aus den Schilderungen von Schaefer (p. 49) entnommen werden, daß er die netzartigen Maschen, die den Zwischenzellen anderer Forscher entsprechen, erst in der obersten Region des tiefen Follikelabschnittes, also gegen den Übergang zum oberflächlichen Abschnitt, gesehen hat. In demselben Sinne spricht sich Tölg (p. 22) aus, indem er angibt, daß er im basalen Follikelabschnitt ausschließlich Körnerzellen gefunden hat. Zwischenzellen treten erst im mittleren Abschnitt des Follikels bei dem von ihm untersuchten Material auf. Weder Schaefer (p. 49) noch Tölg (p. 24, 25) haben eine regelmäßige Schichtung von Körnerzellen und Zwischenzellen beobachten können. Maurer (p. 215) dagegen fand, daß zwar in den blinden Aussackungen des Follikels Körnerzellen und Zwischenzellen unregelmäßig durcheinanderliegen, in dem eigentlichen röhrenförmigen Follikelabschnitt aber mehr oder weniger regelmäßig geschichtet erscheinen. In den tiefsten Follikelteilen sind sie zwar dicht zusammengeschlossen, aber nicht gedrängt. Gegen die Oberfläche hin sieht man sie sehr dicht zusammengepreßt und jede Schicht wölbt sich gegen die Tiefe hin in leicht konvexer Krümmung vor.

Über die Herkunft der beiden Arten von Zellen aus dem Epithel des tiefen Follikelabschnittes ist kein Zweifel. In Einzelheiten aber bestehen noch Meinungsverschiedenheiten. Meist werden allmähliche Übergänge zwischen den Körnerzellen und den kubischen basalen Epithelien der tiefsten Follikelabschnitte beobachtet. Es wandeln sich also offenbar die indifferenten, fortwährend sich vermehrenden Zellen der Keimschicht unter starker Größenzunahme in die Körnerzellen des Zentrums um. Schaefer schreibt anscheinend dem gesamten Epithel des tiefen Follikelabschnittes die Fähigkeit zu, Körnchenzellen zu produzieren. Auch Maurer führt beide Zellarten auf dieselbe Quelle zurück, sondert sie aber insofern voneinander, als er die großen Körnerzellen mit den entsprechenden Gebilden der freien Epidermis vergleicht, die später

zur Hornschicht werden, während er die flachen Zwischenzellen den stark abgeplatteten Elementen der Grenzschicht oder Epitrichialschicht der freien Epidermis gleichsetzt. Diesen Vergleich hält Tölg nicht für zutreffend. Ihm erscheinen beide Zellarten im Grunde für gleichartig, und ihre Unterschiede will er daraus erklären, daß Körnerzellen und Zwischenzellen von verschiedenen Strecken des kubischen Epithels gebildet werden, daß sie sich infolgedessen unter verschiedenen Druckverhältnissen ausbilden. Er hebt hervor, daß im untersten Teil des tiefen Follikelabschnittes ausschließlich Körnchenzellen vorkommen, während die Zwischenzellen erst in den oberen Partien auftreten. Dies erklärt er damit, daß alle Zellen, die aus der Keimschicht der Epidermis des tiefen Follikelabschnittes hervorgehen und nach dem Zentrum zu rücken, die Neigung besitzen, unter starker Größenzunahme und Auftreten von Körnchen sich in Körnchenzellen umzuwandeln. Diese Neigung erfährt in den tiefsten Teilen des Follikels, wo alle vorhandenen Zellen weich sind, keinerlei Hemmnis. Indem aber die Körnerzellen nach oben rücken, wird ihre äußere Umhüllung fest durch Verhornung. Dadurch wird den Zellen, welche im mittleren Follikelteil neu gebildet werden, die Möglichkeit genommen, sich frei zu entfalten und sich zu typischen Körnerzellen auszubilden. Es wären also rein mechanische Momente, die den Anlaß dazu geben, daß im mittleren Follikelabschnitt die aus den plasmatischen Lagen des Epithels neugebildeten und sich loslösenden Zellen nicht mehr in ihrem ursprünglichen Verband miteinander bleiben, sondern getrennt zwischen die aus den basalen Teilen des Organes empordringenden Zellen hineinziehen, wobei sie sich in die Länge strecken und wegen Raummangels keine Körnchen bilden können. Diese Zellen sollen die Zwischenzellen darstellen (Tölg, Taf. III, Fig. 19). Zur Begründung dieser Ansicht weist Tölg (p. 23) auf einige Beobachtungen hin. Er hat häufig gesehen, daß einzelne nur unbedeutend vergrößerte Zwischenzellen ebenfalls Körnchen einschließen können. Bei Acanthodactylus pardalis aber, wo die Verhornung im allgemeinen weniger tiefgreifend ist, wandeln sich beinahe sämtliche Zwischenzellen in Körnchenzellen um.

Wir verfolgen nunmehr die weiteren Schicksale der beiden Zellarten im Vorrücken nach oben gegen den Porus der Schuppe. Die Körnerzellen verhornen in der Peripherie und platten sich etwas ab. Endlich vereinigt sich ihr Inhalt an Körnchen und Kern zu einer einheitlichen Masse, die sich bei van Gieson-Färbung gleichmäßig rot färbt (Maurer, p. 214; Tölg, p. 22). Auch die Zwischen-

zellen werden immer stärker abgeplattet, färben sich dunkel, zeigen eine Zeitlang noch den ebenfalls stark abgeplatteten Kern und wandeln sich endlich in dünne Schüppchen um (Maurer, p. 214, 215; Tölg, p. 22), so daß sie schließlich eine Art Netzwerk zwischen den Körnerzellen bilden, wobei auch ihr Kern sich verliert. Tölg (p. 21) findet, daß die Umwandlung, die die Zwischenzellen erfahren, eher einem Verfalle als einer Verhornung gleicht. Während der Brunstzeit will Schaefer (p. 54) an Femoralorganen von Lacerta agilis und Lacerta muralis beobachtet haben, daß die Bildung grobkörniger Zellen eine ganz besonders intensive ist. Zu dieser Zeit sollen feinkörnige Basalzellen im Fundusabschnitt des Follikels überhaupt gänzlich fehlen und die in besonders reicher Zahl produzierten Körnerzellen gar nicht oder nur unvollkommen einer Verhornung unterliegen. Aber auch zu anderen Jahreszeiten hat Schaefer bei verschiedenen Eidechsen Beobachtungen gemacht, die von denen anderer Forscher nicht unerheblich abweichen. Nach seinen Schilderungen soll bei Lacerta muralis, (p. 48, 49) in den Körnerzellen nach dem Verlust des Kernes das von ihm besonders hervorgehobene protoplasmatische Maschenwerk des Zelleibes in unregelmäßige netzförmige Linien zerfallen und die Zellen schließlich zu Schollen werden. Noch etwas anders wird das Schicksal der Körnerzellen bei Sceloporus acanthinus ♂ beschrieben (p. 53). Danach erscheint deren Begrenzung gegen die Basis des Hornzapfens hin „undeutlich und verschwommen, und sie zerfallen in eine gleichmäßige feinkörnige Detritusmasse, in der man nur hin und wieder schollenähnliche Elemente und netzförmige Linien unterscheiden kann“.

Die an der Oberfläche des Femoralorganes hervortretende Hornpapille ist aus einer Anzahl zylindrischer Stäbe zusammengesetzt, die den einzelnen röhrenförmigen Abschnitten des Follikels entsprechen und büschelförmig zu einem mehr oder weniger einheitlichen Gebilde zusammentreten. Jeder Stab geht aus dem basalen Teil eines Follikels hervor und füllt den oberen Abschnitt einer Follikelröhre mehr oder weniger vollständig aus. Die Gesamtheit der Stäbe von dem mittleren Abschnitt der Follikelröhren bis zur Spitze der Hornpapille ist aus einzelnen Bestandteilen aufgebaut, deren ursprünglich zellige Natur bereits Leydig (1872) erkannte. Diese Elemente sind nach der Ansicht der meisten Forscher völlig verhornt. Sie erscheinen stark lichtbrechend, kernlos und färben sich nach van Gieson intensiv gelb wie das Stratum corneum der Epidermis (Maurer, p. 214). Nach Größe

und Form sind unter ihnen zwei verschiedene Bestandteile zu unterscheiden, nämlich erstens größere Hornschuppen, die aus eiförmigen Körnerzellen hervorgegangen sind, an Zahl bedeutend die anderen Elemente überwiegen und mit ihrer Längsachse senkrecht zur Längsachse des Zylinders stehen. Diese Zellprodukte sollen nach Leydig (p. 14) etwas Fett enthalten. Zwischen ihnen liegen als zweiter Bestandteil äußerst feine Schüppchen, die aus Zwischenzellen entstanden sind. Tölg (p. 23, 24) schildert ihre unregelmäßige Verteilung zwischen den gröberen Elementen, während sie nach Maurer (p. 214) eigentlich schichtweise gelagert sind. Er gibt aber zu, daß beide Gebilde oft gegeneinander verschoben sind, so daß streng durchgreifende horizontale Lagen nicht mehr bestehen. An der Oberfläche des Hornzapfens treten die feineren Schüppchen frei hervor, aber ohne hier eine regelmäßige Lage zu bilden. Nach den Beobachtungen von Schaefer (p. 49, 53, 54, 58) sollen nur zeitweise und partiell strukturlose Schollen, die völlig verhornte Zellen darstellen, den sogenannten Hornzapfen aufbauen. An manchen Teilen des Hornzapfens aber und namentlich zur Brunstzeit sei die Verhornung nur unvollständig oder bleibe vollständig aus, so daß (Sceloporus acanthinus ♂) ein talgartiges Sekret aus strukturlosen körnigen Massen erscheint, in dem verhornte Elemente gänzlich fehlen.

Die äußere Umhüllung des Follikels bildet ein lockeres faseriges Bindegewebe. In diesem kommen nach der Ansicht der meisten Untersucher keine Muskeln vor und auch keine besonderen Nerven. Dagegen ist es reichlich durchsetzt von dichtmaschig verbundenen Blutgefäßen, besonders zur Paarungszeit. Eine ganz dünne Bindegewebsschicht nur trennt den tiefsten blinden Teil des Follikels von dem großen Lymphraum, der an der Grenze gegen die Muskulatur gelegen ist (Leydig, p. 12; Maurer, p. 219; Tölg, p. 14). Batelli (1880, p. 359) ist der einzige Forscher, der beobachtet hat, daß im Stratum subcutaneum eigentümliche Fasern vorkommen, die ihn an glatte Muskelfasern erinnern und von deren Kontraktion er annimmt, daß sie imstande sein würde, den Inhalt des Follikels auszupressen.

Auch über die Entwicklung der Femoralorgane liegen eine Anzahl von Beobachtungen vor. Sie finden sich in den Abhandlungen von Maurer (p. 216ff., Taf. VII, Figg. 7, 8, 9) und Schaefer (p. 55—58). Ersterer untersuchte Lacerta agilis, letzterer Lacerta muralis. Das jüngste Stadium schildert Maurer bei einem Embryo von 3 cm Länge. Hier erscheint die erste Anlage

des Femoralorganes als eine geringe Zellvermehrung der Epidermis besonders in den mittleren Lagen. Diese tritt zurück gegenüber einer Wucherung der Bindegewebszellen, respektive Infiltration des subepidermoidalen Gewebes mit kleinen Rundzellen. Hieran schließt sich wahrscheinlich das von Schaefer als jüngstes beobachtete Stadium bei einem Embryo, der von der Schnauzenspitze bis zur Kloake 1,5 cm, in seiner Gesamtlänge 3,8 cm mißt. Hier soll die Epidermisverdickung vorwiegend aus radiär angeordneten zylindrischen Zellen bestehen, während Maurer eine Knospenform in der Anordnung der basalen Zellen nicht entdecken konnte. Entsprechend der Epidermisverdickung beobachtete Schaefer eine kleine dellenförmige Einsenkung der Oberfläche. Unterhalb der epidermoidalen Anlage ist eine lokale Vermehrung und Anhäufung von Bindegewebszellen aufgetreten, die, wie die Untersuchung älterer Stadien lehrt, später wieder verschwindet. Über die weiteren Entwicklungsvorgänge gibt namentlich Maurer nähere Auskunft. Er zeigt, wie ein drehrunder Epidermiszapfen in das Bindegewebe hineinwächst und wie allmählich aus dessen Differenzierung das Femoralorgan mit allen seinen wesentlichen Bestandteilen bereits bei ganz jungen Tieren zur Ausbildung gelangt[1]).

Endlich stellen wir die Ansichten zusammen, zu welchen die verschiedenen Forscher über die morphologische und physiologische Bedeutung der Femoral- respektive Follikularorgane gelangt sind. Unter den älteren Autoren galten sie fast ausnahmslos als drüsige Organe, über deren Charakter im allgemeinen keine näheren Angaben vorliegen. Die Auffassung, daß es sich um drüsige Gebilde handelt, hat sich bis in neuere und neueste Zeit erhalten. Bei Vogt und Yung (1889, p. 629, 639, Fig. 272, p. 654) ebenso wie bei v. Hayek (1893) finden wir noch die ganz alte Ansicht vertreten, daß die Femoralorgane Schleimdrüsen sind, respektive den Hautdrüsen der Amphibien analoge Bildungen. Schon Meissner (1832) verglich die Femoralorgane mit Talgdrüsen, und auch Schaefer (1902, p. 60) äußert sich noch dahin, daß es talgdrüsenähnliche Gebilde sind, ohne diese Ansicht recht eigentlich zu begründen. Zu diesen beiden Forschern

---

1) Leider bemerke ich erst beim Abschluß der Korrektur, daß in der Übersicht über den Bau der Femoralorgane die Abhandlungen von Cohn (Zool. Anz., Bd. XXVII, 1904) und von Félizet (Journ. anat. et phys., T. XLVII, 1911) nicht berücksichtigt sind. Ersterer schildert Cnemidophorus truncatus, letzterer Lacerta muralis. Beide Autoren sehen in den Schenkelzonen sekretische Organe. Félizet betont wiederholt ihre Ähnlichkeit mit Talgdrüsen.

gesellt sich in gewissem Sinne Leydig, dessen Anschauungen über diesen Punkt aber etwas dehnbar erscheinen. Er sagt (1872, p. 14), daß die Schenkelorgane Talgdrüsen darstellen, deren Sekret zellig und bis zu einem gewissen Grade verhornt sei. Er erklärt sie für ein abgeändertes Stück Oberhaut, dessen Sekret eine Übergangsform zwischen gewöhnlichen Epidermiswucherungen und Haaren sei. Weiterhin nimmt er (1892, p. 217, 1893, p. 374) nähere verwandtschaftliche Beziehungen der Femoralorgane zu Perlorganen der Fische an. Alle übrigen Autoren von Otth (1833) bis zu Tölg (1905) sprechen sich mehr oder weniger deutlich gegen eine drüsige Natur der Femoralorgane aus. Maurer (1895, p. 212, 215, 216, 237, 332) betont vor allen Dingen, daß die Femoralorgane von Hautdrüsen der Amphibien nicht ableitbar sind, trotz der Übereinstimmung in den ersten Anlagen beider Bildungen. Große Bedeutung mißt er dabei dem Fehlen glatter Muskelzellen in der Wand der Femoralorgane bei. Auch eine Beziehung zu Hautsinnesorganen ist nicht nachweisbar und eine Ableitung von Perlorganen der Knochenfische läßt sich nicht begründen. Vielmehr erklärt sie Maurer als Punkte der Oberhaut mit sehr intensiver Zellenvermehrung und Verhornung. In ihrem feineren Bau legt er besonderen Wert auf die Schichtenbildung von kleinen Zwischenzellen und großen Körnerzellen und gründet darauf einen näheren Vergleich mit der regelmäßig sich häutenden freien Epidermis. Was die Funktion der Femoralorgane betrifft, so nimmt Maurer an, daß sie wohl eine Rolle im Geschlechtsleben spielen, und zwar vielleicht als Duftorgan. Er hält es also für möglich, daß diese Gebilde, wenn sie auch nicht morphologisch als Drüsen anzusehen sind, doch physiologisch als solche wirken, indem sie talgartige Massen absondern. Er führt aus, daß die Hornzellen des Zapfens so locker aneinander gefügt sind, daß flüssige Stoffe, die dem Lymphraum entnommen wurden, zwischen ihnen durchsickern können. Diese sollen an der Oberfläche verdunsten und möglicherweise Riechstoffe enthalten. Tölg sieht ausschließlich die Verhornung als die wesentliche Leistung der Femoralorgane an. Er betrachtet sie als scharf begrenzte Teile der Oberhaut „die sich von dieser nur dadurch unterscheiden, daß sich hier der Verhornungsprozeß mit einer besonderen Intensität, aber nicht periodisch wie in der Haut, abspielt, sondern einen mehr regelmäßigen stetigen Verlauf nimmt“ (p. 26, 33). Die Beziehungen des Follikels zu einem großen Lymphraum erscheinen Tölg ohne Bedeutung, da sie in manchen Fällen auch

fehlen können und da derartige Lymphräume subkutan überhaupt in weiter Verbreitung vorkommen. Angaben über die Funktion der Femoralorgane finden wir bei Tölg nicht. Otth (1833) war offenbar der erste, der den Gedanken aussprach, daß die Femoralorgane zum Anklammern des Männchens an der glatten Haut des Weibchens bei dem Akt der Kopulation dienen könnten. Diese Ansicht halten auch andere Autoren für wohl möglich (Gegenbaur 1898, p. 116, Wiedersheim 1902, p. 90; Bütschli 1910, p. 143).

Über die phylogenetische Ableitung der Follikularorgane liegen nur wenige Äußerungen vor. Gegenbaur und Wiedersheim halten es für möglich, daß die Schenkelorgane aus ursprünglichen Drüsen hervorgegangen sind. Maurer (p. 238) und Tölg (p. 25) begründen ausführlicher die Schwierigkeit der phylogenetischen Ableitung dieser Organe. Beide sind offenbar der Ansicht, daß sie aus andersartigen Organen hervorgegangen sind. Maurer meint, ihr ursprünglicher Bau sei durch einen Funktionswechsel so sehr verdeckt, daß man kein sicheres Urteil abgeben könne, und auch Tölg hält sie für kein primäres, sondern ein stark verändertes Gebilde. Er hebt hervor, daß es eine allgemeine Erscheinung an der Haut der Wirbeltiere sei, „daß der Verhornungsprozeß einsetzt, wenn irgend ein Organ der Epidermis seine primäre Bedeutung für den Organismus verliert und funktionslos wird“.

Meist nur kurze und anscheinend nicht auf eigenen Untersuchungen beruhende Angaben über die Femoralorgane und ihre Bedeutung enthalten die übrigen, hier nicht einzeln aufgeführten Lehrbücher der Zoologie und vergleichenden Anatomie.

Nachdem wir durch die obenstehende Zusammenfaßung unserer bisherigen Kenntnisse von den drüsenartigen Epidermoidalorganen der Lacertilier eine breite Basis für die Vergleichung gewonnen haben, gehen wir zu der Beschreibung meiner eigenen Befunde bei Diemyctylus (Triton, Molge) viridescens über. Als Untersuchungsmaterial dienten acht bereits konservierte Exemplare, deren Länge zwischen 70—100 mm schwankt. Unter diesen acht Tieren befanden sich jedenfalls drei Männchen. Zwei der letzteren zeigten an den hinteren Gliedmaßen einen Befund, der einigermaßen der von Cope gegebenen, oben bereits erwähnten Beschreibung entspricht. Diese beiden Tiere waren offenbar in der Brunstzeit getötet, wie der breite Hautsaum ihres Schwanzes andeutet. Bei dem dritten Männchen war der Hautsaum am Schwanz sehr viel geringer und an den hinteren Gliedmaßen nichts Bemerkenswertes zu entdecken. Dasselbe galt für die

fünf anderen Tiere. Von jedem der drei Männchen wurden Hautstücke zu näherer mikroskopischer Untersuchung verwandt, nachdem der makroskopische Befund genau beachtet war. Die eine hintere Gliedmaße des einen brünstigen Männchens, das neben einer Gesamtlänge von 80 mm eine Länge von der Schnauzenspitze bis zur Kloake von 36 mm besitzt, wurde bereits früher für meine Untersuchungen über den Aufbau der Skeletteile verwandt und gab den Anlaß zu der vorliegenden Abhandlung. Angaben über die Fixierung fehlen. Wahrscheinlich erfolgte sie mit Formalin oder Alkohol, ebenso wie bei dem zweiten brünstigen Tier. Die in Boraxkarmin durchgefärbte Gliedmaße wurde in Paraffin eingebettet und z. T. in Längs-, z. T. in Querschnitte zerlegt, bei einer Schnittdicke von 25 μ. Von dem zweiten brünstigen Tier, das etwa dieselbe Größe hatte wie das erste, und ebenso von dem nichtbrünstigen Männchen, dessen Gesamtlänge 90 mm beträgt bei einer Länge von 42 mm zwischen der Schnauzenspitze und Kloake, wurde je ein Hautstück entnommen, das die ganze Ventralfläche des Oberschenkels umfaßt, in Paraffin eingebettet, in eine Längsschnittserie von 15 μ Dicke zerlegt und dann mit Hämalaun nach P. Mayer und Eosin gefärbt. Das nichtbrünstige Tier war in Chromessigsäure fixiert.

Betrachten wir zuerst das makroskopische Verhalten, so finden wir an der Ventralfläche des Oberschenkels, mehr nach dessen hinteren Rand zu, beim nichtbrünstigen Tier eine Anzahl kleiner niedriger, quer zur Längsachse des Oberschenkels stehender Falten, die für uns nur durch den Vergleich mit dem brünstigen Tier Bedeutung gewinnen. Ohne diesen Umstand wären sie wohl kaum beachtet worden, da sie sich weder durch ihren Umfang noch durch ihre Färbung besonders hervorheben. Ähnliche Falten fanden sich noch bei zwei anderen Exemplaren, fehlten also nur bei drei Individuen, wahrscheinlich Weibchen. Daraus muß schon entnommen werden, daß es sich nicht um nebensächliche, durch die Konservierung und Härtung bedingte Verschiebungen des Integumentes handelt. Am Unterschenkel und Fuß waren keine durch Färbung oder Verdickung ausgezeichnete Stellen aufzufinden. Den Befund bei dem brünstigen Tiere veranschaulicht Textfig. 1. Wir sehen hier an der Unterfläche des Oberschenkels nahe dem hinteren Rand eine dichtzusammengedrängte Reihe von etwa 7—9 querstehenden, ansehnlichen Hautfalten, die sich vor dem umgebenden Integument auch noch durch ihre schwarzbraune Färbung auszeichnen. Unser Befund weicht aber insofern von

der Beschreibung COPES ab, als wir nicht bloß in den Tälern zwischen zwei Falten eine schwarzbraune, chitin- oder hornartige Masse vorfinden, sondern den Eindruck gewinnen, als ob eine solche Masse die gesamten Falten bis in die Täler hinein überzieht. Die Täler sind viel zu schmal, um eine Hornplatte aufnehmen zu können. An der Innenseite des Unterschenkels, ebenfalls mehr nach dem hinteren Rand zu, bemerken wir eine Anzahl unregelmäßiger schwarzbrauner, etwas erhabener Flecke, von wechselnder Größe, die sich auf beiden Seiten ganz verschieden verhalten. Ähnliche Flecke dehnen sich bis nach der Sohlfläche des Fußes aus. Endlich finden wir auch die Enden sämtlicher fünf Zehen



Fig. 1. Ventralfläche des hinteren Rumpfendes von Diemyctylus viridescens. Vergr. $^{2,7}/_{1}$.

auf der Plantarseite leicht verdickt und mit einem braunschwarzen, hart erscheinenden Überzug versehen. Auch hierin weichen unsere Beobachtungen von der Darstellung COPES ab.

Die Beschreibung des mikroskopischen Verhaltens beginnen wir am besten mit dem nichtbrünstigen Tier, das die einfacheren Verhältnisse darbietet. Ein Längsschnitt durch die ganze Faltenreihe an der Ventralfläche des Oberschenkels ist auf Fig. 2 dargestellt. Wir sehen hier die Falten sämtlich in Querschnitten getroffen. Oberhalb der Muskulatur liegt eine dünne Lage von lockerem Bindegewebe, die Lederhaut darstellend. Diese Bindegewebschicht erhebt sich zu einer ganzen Anzahl leistenförmiger

Vorsprünge, die ziemlich dicht nebeneinander gelegen sind und mit breiter Basis von der Lederhaut ausgehen. Ihre obere Kante ist stellenweise etwas verjüngt, stellenweise aber auch verbreitert. Gelegentlich sind benachbarte Erhebungen dieser Art mit ihren Basen verbunden. Diese Erhebungen der Lederhaut bilden die Grundlage für die erwähnten Falten. Sie werden alle überzogen von einer dünnen Epidermis, die sich auf der Höhe der Falten, wie in den Tälern zwischen ihnen, etwa gleichartig verhält. Die Größe der Faltenquerschnitte ist sehr verschieden: als Mittel aus einer Reihe von Messungen können wir eine Höhe von 380 μ neben einer basalen Breite von 310 μ annehmen. Das lockere Bindegewebe der Lederhaut ist reich an Kernen, aus feinen Fasern aufgebaut und nicht in einzelne Schichten gesondert. Es enthält Blutgefäße und Nerven und nahe seiner Oberfläche an der Grenze gegen die Epidermis hin vereinzelte, wenig verästelte Chromatophoren. Die Epidermis erscheint an reinen Querschnitten sowohl nach unten gegen die Lederhaut wie nach oben gegen die Oberfläche glatt begrenzt. Sie besteht im Bereich der Falten aus etwa 3—5 Lagen von Zellen. Es scheint, daß sie dort, wo die Falten gut entwickelt sind, etwas Weniges dicker ist als in der Umgebung. Die Differenz beträgt höchstens 1—2 Schichten von Zellen. Auf



Fig. 2. Längsschnitt durch die Schenkelfalten eines nicht brünstigen Tieres. Vergr. 59/1.

der Oberfläche der Lederhaut ruht als unterste Schicht der Epidermis eine Reihe kubisch-zylindrischer Basalzellen mit ovalen

Kernen, deren Längsachse senkrecht auf der Unterlage steht. Darüber folgen 1—2 Reihen von rundlichen oder polygonalen



Fig. 4. Längsschnitt durch die Schenkelfalten eines brünstigen Tieres. Vergr. 59/1.

Zellen mit runden Kernen und weiter eine Schicht von abgeplatteten Zellen, deren ovale Kerne parallel zur Oberfläche der Epidermis stehen. Den äußeren Abschluß bilden mehr oder weniger vollständig verhornte Plättchen, ganz flache Zellen, die entweder vollständig in Hornsubstanz umgewandelt sind, so daß sie nur als helle stark lichtbrechende gelbliche Streifen erscheinen, oder auch gelegentlich noch einen flachen, schmalen, stäbchenförmigen, ganz dunkelgefärbten Kern einschließen. Bisweilen sind die verhornten, oberflächlichen Elemente nicht vollständig abgeflacht, sondern ragen als kleine Höckerchen auf der Oberfläche der Epidermis vor (Fig. 3). Nicht selten bemerkt man in den verschiedenen Höhen der Oberhaut helle Bläschen, die stellenweise den Umfang einer Zelle besitzen, meist aber als Einlagerungen eines Kernes erscheinen, dessen chromatische Bestandteile wie zu einem Halbmond zusammengepreßt dem Bläschen angelagert sind. Hier und da zieht der Ausführgang einer Drüse durch die Epidermis hindurch. Er ist nur selten völlig zu übersehen wegen seines geringen Durchmessers und seiner geringen Selbständigkeit. Die zugehörigen Drüsenkörper liegen in den oberflächlichen Teilen der Lederhaut. Sie sind meist deutlich zu unterscheiden als Schleimdrüsen mit



Fig. 3.

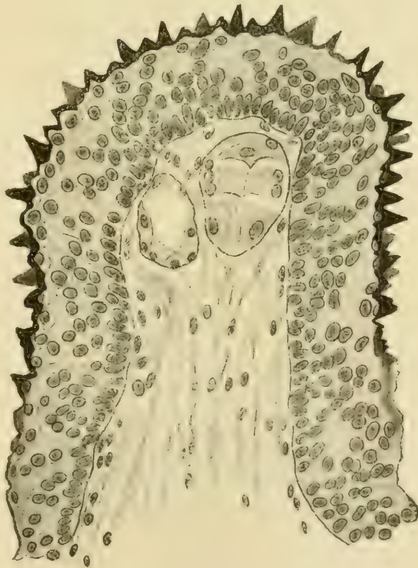


Fig. 5. Vergr. 136/1.

mehr oder weniger weiter Lichtung und einem teils niedrigen, teils ziemlich hohen körnigen Epithel und scharfen Zellgrenzen, und außerdem Körnerdrüsen ohne deutliche Lichtung, ausgezeichnet durch den Besitz einiger weniger sehr großer Zellen mit umfangreichem Kern und ausgeprägter Granulierung des Zelleibes neben vereinzelten ganz kleinen Elementen. Alle diese Drüsen sind nur gering an Umfang; bald sind die einen bald die anderen zahlreicher. Der Drüsenreichtum wechselt in den einzelnen Schnitten in geringen Grenzen. Im ganzen scheinen die Körnerdrüsen etwas größeren Umfang zu besitzen als die Schleimdrüsen.

Ziehen wir nun zum Vergleich einen Längsschnitt durch die Faltenreihe der Oberschenkelhaut bei einem brünstigen Männchen heran, wie ihn Fig. 4 darstellt, so finden wir, daß die Falten sowohl nach Höhe wie nach Breite ganz beträchtlich zugenommen haben. Als Mittel berechnete ich eine basale Breite von 500 μ neben einer Gesamthöhe von 630 μ. Ihre Zahl ist offenbar dieselbe geblieben. Ebenso hat sich die Form nicht wesentlich geändert. Die Querschnitte durch die Falten zeigen ziemlich plumpe Wülste, die nach der freien Oberfläche hin abgerundet enden. Die Vergrößerung der Falten wird teilweise durch Zunahme der bindegewebigen Grundlage, teilweise durch Verdickung der Epidermis hervorgerufen. Am ansehnlichsten erscheint die Zunahme der bindegewebigen Grundlage, wobei sich aber der Charakter des Gewebes nicht verändert. Es bleibt ein lockeres, ziemlich feinfaseriges, zellreiches, von Blutgefäßen und Nerven durchzogenes Bindegewebe, an welchem eine Schichtung oder Gliederung in mehrere Lagen nicht sichtbar wird. Die Epidermis hat sich insofern verändert, als ihre Dicke, namentlich auf der Höhe der Falten, um 2—3 Zellagen mindestens zugenommen hat (Fig. 5). Sie besteht also jetzt aus 7—8, gelegentlich auch mehr Schichten von Zellen. Geringer ist die Epidermisverdickung in den Tälern zwischen den Falten. Die Verdickung kommt vor allen Dingen den polygonalen Zellen zugute. Außerdem aber haben die obersten Zelllagen ihre Form verändert. Wir finden als Begrenzung der Oberfläche nicht mehr platte Hornschuppen von hellem, stark lichtbrechendem Aussehen, sondern fast über die ganze Ausdehnung der Falten, mit alleiniger Ausnahme der tiefsten Abschnitte der Täler, stark vorragende Kegel oder gelegentlich hakenförmige Hornzacken. Über deren Bau und Charakter geben die Fig. 6 und 7 Aufschluß. Sie lassen keinen Zweifel darüber, daß jede Hornzacke einer Zelle entspricht, welche an ihrer gesamten Oberfläche eine Ver-

änderung erfahren hat, die nach dem Verhalten der Farbe und nach der Festigkeit wohl als Verhornung zu deuten ist. Mikrochemische Reaktionen und besondere Färbeversuche wurden nicht vorgenommen. Die Umwandlung in Hornsubstanz scheint meist nur die Oberfläche zu betreffen. In vielen derartigen Zellen ist der etwas geschrumpfte und leicht abgeplattete Kern noch deutlich zu erkennen. Am ansehnlichsten ist die Verhornung an dem Teil der Zelle, der nach der freien Oberfläche zu gewandt ist. Hier ist die Hornmasse sehr dunkel gefärbt, so daß das ganze Gebilde einen schwarzbraunen Ton erhält. Viel unbedeutender ist offenbar die Verhornung an der Basis der in eine kegelförmige Spitze ausgezogenen Zelle. Diese Basis ist etwas dellenförmig vertieft, so daß die darunter gelegene Zellschicht, die ebenfalls aus kegelförmigen, etwas abgestumpften Elementen besteht, mit ihren Spitzen in die Delle der oberflächlichen Hornzelle hineinragt. Ein solches Verhalten ist namentlich an



Fig. 6 und 7. Vergr. 405/1.

solchen Stellen deutlich, wo wie in Fig. 7 die verhornte Lage sich von dem übrigen Teil der Epidermis getrennt hat. Auf Fig. 6 rechts ist außerdem zu erkennen, wie in der Tiefe des Tales zwischen zwei Falten die mit starken Hornzacken versehene Epidermis in einen mehr glatten Abschnitt übergeht. Das Verhalten des letzteren erinnert stark an die Epidermisoberfläche beim nichtbrünstigen Tier. Den äußeren Abschluß des plasmatischen Epidermisteiles bilden hier stark abgeplattete Zellen, die noch deutlich einen Kern erkennen lassen. Streckenweise sind die Zellen vollständig flach und nach außen geradlinig begrenzt. Gegen die Hornzacken hin werden sie allmählich höher, mehr oder weniger deutlich kegelförmig und an ihrer Oberfläche ganz schwach verhornt, was sich durch eine helle gelbliche Färbung kundgibt. Gelegentlich kommt es vor, daß die Hornzacken bis in die tiefsten Teile der Täler zwischen zwei Falten sich ausdehnen, so daß deren beiderseitige Hornüberzüge kontinuierlich ineinander übergehen. Auch nach dem mikroskopischen Befund läßt sich die von Cope gegebene Beschreibung nicht mehr als richtig ansehen. Auf den Längsschnitten durch den Oberschenkel des anderen brünstigen Männchens liegen stellenweise schräge Schnitte durch die Reihe der Falten vor. Damit mag es zusammenhängen, daß die Falten hier ganz besonders hoch erscheinen. Die Befunde bezüglich des bindegewebigen und epidermoidalen Anteiles der Falten sind genau dieselben wie eben geschildert. Ich gebe nur in Fig. 8 eine Abbildung eines solchen Schrägschnittes, weil man hier ganz besonders gut sehen kann, daß offenbar die Hornzacken nicht



Fig. 8. Vergr. 80/1.

gleichmäßige Kegel darstellen, sondern eine ganz bestimmte Richtung stellenweise erkennen lassen. Man bemerkt hier, daß die kegelförmigen Hornzacken fast alle so geformt sind, daß die Spitzen der Zacken nach der Öffnung eines Tales zwischen zwei Falten hin schauen. Besondere Bemerkung verdient die Tatsache, daß die Drüsen an der Vergrößerung der Falten auch nicht den geringsten Anteil haben. Die Schnitte auf Fig. 2 und 3 zeigen deutlich zwei Drüsenarten, ebenso wie Fig. 4 und 5, nämlich Schleimdrüsen und Körnerdrüsen. Diese verhalten sich beim brünstigen Tier genau ebenso wie beim nichtbrünstigen. Nach den



Fig. 9. Querschnitt durch den Unterschenkel. Vergr. $^{31,75}/_{1}$.

abgebildeten Schnitten könnte man sogar glauben, daß sie beim brünstigen Tier eher spärlicher vorhanden seien als außerhalb der Brunstzeit. In anderen Schnitten aber finden sie sich auch wieder reichlicher. Es scheint, daß beide Arten ungefähr in gleicher Anzahl vertreten sind. Ihre Ausführgänge sind auch hier nur ganz schmal und selten deutlich zu übersehen, soweit sie innerhalb der Epidermis verlaufen.

Über das Verhalten des Integumentes am Unterschenkel gibt am besten Fig. 9 Auskunft. Wir sehen hier dicht nebeneinander an der Innenfläche des Unterschenkels fünf Verdickungen des Integumentes, die aber hier nicht von dem bindegewebigen Bestandteil, sondern fast ausschließlich von der Epidermis geliefert werden. Die Epidermis scheint auf etwa das Doppelte der übrigen Epidermis verdickt zu sein. Dadurch entstehen leichte Vorwölbungen, die nach den beiden Seiten hin allmählich auslaufen. Auf der Kuppe der Vorwölbungen ist mehr oder weniger deutlich eine Umwandlung der obersten Zellen in schwarzbraune Zacken genau wie am Oberschenkel zu bemerken. Durchmustert man die ganze Serie, so zeigt sich, daß diese Vorwölbungen des Querschnittes eine leistenartige Ausdehnung über geringere oder größere Strecken des Unterschenkels darstellen. Während die eine leistenartige Vorwölbung verschwindet, tritt eine neue auf. Nicht die gesamte Oberfläche der Vorwölbung ist von Hornzacken bedeckt, sondern nur deren am stärksten ausgeprägter mittlerer Abschnitt. Dies stimmt sehr wohl zu den makroskopischen Befunden. Ähnliches finden wir auf den Schnitten durch die Fußsohlenhaut. Auch hier zeigen sich Verdickungen, die lediglich der Epidermis angehören, welche eine höhere Zahl von Zellagen besitzt als die unveränderte Nachbarschaft. Die oberste Zellschicht ist stets mehr oder weniger ausgeprägt in kegelförmig erhobene, schwarzbraun gefärbte Hornzacken umgewandelt. Ganz genau dasselbe gilt auch für die Enden sämtlicher Zehen.

Versuchen wir in wenig Worten die wesentlichen Veränderungen zusammenzufassen, welche das Integument an der hinteren Gliedmaße und zwar an deren Innenseite beim brünstigen Männchen von Triton viridescens erfährt, so können wir sagen, daß das gesamte Integument sich verdickt. Am Oberschenkel ist die Zunahme des Bindegewebes der Lederhaut so erheblich, daß sich hier Falten bilden, die beim ♀ fehlen, beim ♂ in geringerem Umfang auch außerhalb der Brunstzeit sich erhalten. Daneben verdickt sich an bestimmten Stellen der ganzen Hintergliedmasse die Epidermis. Hand in Hand damit geht eine stärkere Verhornung der obersten Schicht der Epidermis, wobei die Zellen kegelförmige Vorragungen bilden, die in eine scharfe Spitze auslaufen. Die Verhornung ist verbunden mit einer stark hervortretenden schwarzbraunen Färbung. Der Kern der Zelle bleibt offenbar vollständig erhalten. Die Hautdrüsen sind an den Veränderungen der Brunstzeit in keiner Weise beteiligt. Daß die

Haut bei verschiedenen Amphibien zur Brunstzeit anschwillt und gleichzeitig auch Veränderungen der Epidermis auftreten, ist längst bekannt. (Vgl. LEYDIG 1892, wo sich weitere Angaben finden.) Die hier mitgeteilten Beobachtungen stellen somit nur einen speziellen Fall aus einem bekannten Symptomenkomplex dar, der aber durch die Vergleichung mit ähnlichen Zuständen bei Reptilien besonderes Interesse darbietet.

Die Funktion der Zacken ist offenbar die, dem Männchen während des Kopulationsaktes das Festhalten auf der glatten Haut des Weibchens zu erleichtern. Möglicherweise wirken die spitzen Vorsprünge der männlichen Hintergliedmaßen auch als Reizorgane für das weibliche Tier. Natürlich habe ich mir auch die Frage vorgelegt, warum man diesen eigentümlichen Apparat nur bei Triton viridescens und nicht bei verwandten Gattungen und Arten findet. Diese Frage ließe sich nur durch längeres Studium der lebenden Tiere lösen, was mir bisher nicht geglückt ist. Aus den in der Literatur mitgeteilten Beobachtungen über die Lebensweise von Triton viridescens muß aber hervorgehoben werden, daß diese Form sich vor anderen durch ihren ausdauernden Aufenthalt im Wasser und ihre besondere Neigung zum Schwimmen im Wasser auszeichnet. COPE (1889, p. 203) nennt Triton viridescens als eine Ausnahme unter den nordamerikanischen Salamandrinen wegen seiner ausschließlich aquatischen Lebensweise. Diese Form lebt nicht auf dem Boden des Gewässers und unter den Steinen, sondern schwimmt in verhältnismäßig tiefem Wasser oder erhält sich schwimmend. Dasselbe drückt GADOW (1901, p. 128) aus, wenn er Triton viridescens als „eminently aquatic" bezeichnet. Freilich kann ich nicht sagen, wieso diese Lebensgewohnheit das Auftreten der Falten und Hornzacken begünstigt oder erforderlich macht.

Ich erwähnte bereits am Beginn meiner Abhandlung, daß auch bei schwanzlosen Amphibien an der Ventralfläche des Oberschenkels Organe vorkommen, die den Gedanken einer Vergleichung mit den drüsenartigen Organen am Oberschenkel der Eidechsen aufkommen lassen. Als Träger solcher Organe sind von WERNER (1908) die Gattungen Mantidactylus und Petropedetes erwähnt [1]).

---

1) Durch das gütige Entgegenkommen der Direktion des Kgl. Zoologischen Museums in Berlin und des Naturhistorischen Museums der Senkenbergischen Naturforschenden Gesellschaft in Frankfurt a. M. war es mir möglich, beide Formen auch anatomisch zu untersuchen. Ich benutze gern die Gelegenheit, meiner großen Dankbarkeit dafür

Auf die feineren Befunde an diesen Organen soll bei einer anderen Gelegenheit näher eingegangen werden. Hier sei nur betont, daß wir in den erwähnten Organen Ansammlungen typischer Hautdrüsen, ausgestattet mit einer epithelialen Muskulatur, vor uns haben. In diesen Hautdrüsen liegen mancherlei Besonderheiten bezüglich der Anordnung und des Verhaltens des Epithels vor, die für unsere nächste Frage nicht von grundlegender Bedeutung sind, weshalb wir sie fürs erste unberücksichtigt lassen können.

Eine Vergleichung der verschiedenen Befunde läßt leicht erkennen, daß zwischen den Einrichtungen bei den beiden Unterordnungen der Amphibien kein näherer Zusammenhang besteht. Die Schenkeldrüsen der Anuren und die mit Zacken versehenen Schenkelfalten bei einem Urodelen haben außer der Lage an der Ventralfläche des Oberschenkels und der Herkunft aus dem Integument sowie ihrem Charakter als sekundäre Geschlechtsmerkmale nichts Gemeinsames. Ziehen wir weiter die Zustände bei Lacertiliern zum Vergleich heran, so können wir diese nur mit den Einrichtungen bei Triton viridescens in nähere Verbindung setzen. Ganz gewiß ist die Übereinstimmung zwischen beiden keine große. Sie sind einander vor allem ähnlich in der Ausdehnung über die ganze Länge der Ventralfläche des Oberschenkels, in der ungefähren Zahl der Organe und in der großen Rolle, die bei ihrer Ausbildung die Verhornung spielt. In der Zahl von Femoralfalten steht Triton viridescens dem Verhalten von Lacerta vivipara sehr nahe. Es bleibt beträchtlich hinter den übrigen Lacertiliern zurück, was sich aber wohl mit der geringen Größe des Tieres und der geringen Länge seines Oberschenkels in Einklang bringen läßt. Aus der Schilderung des feineren Baues der verschiedenen Formen von drüsenartigen Epidermoidalorganen hatte sich ergeben, daß in allen Fällen die im Vergleich mit der freien Epidermis sehr gesteigerte Verhornung eine erhebliche Rolle spielt. Daneben konnte nicht ausgeschlossen werden, daß auch noch in geringer Menge Stoffe gebildet werden, die vielleicht Duftstoffe sind. Ein sicherer Nachweis derselben kann aber nicht als gelungen angesehen werden. Eine genaue färberische respektive mikrochemische Analyse der Körnerzellen der Femoralorgane steht noch aus. Der primitivste Zustand von Femoralorganen lag jedenfalls bei

auch hier Ausdruck zu geben, besonders gegenüber den Herren Professor Dr. Brauer und Dr. Lehrs und endlich auch Herrn Professor Dr. Voeltzkow für seine freundliche Vermittlung.

Lacerta viridis var. major vor. Hier erscheint das ganze Organ lediglich als ein in die Tiefe gesenkter Epidermisbezirk, der sich durch exzessive Verhornung auszeichnet. Von diesem Zustand aus gelangen wir zu den Formverhältnissen der typischen Femoralorgane durch die Annahme, daß der Verhornungsprozeß im Grunde der Einsenkung sich noch weiter ausgebildet hat und mit der starken Produktion von Körnerzellen eine ganz eigenartige Form annahm, als deren Resultat wir die Bildung des Hornzapfens erblicken. Erst von hier aus erklären sich dann die Verhältnisse bei den Papillarorganen der Agamiden. Ich vermag diese letzteren nicht als einen besonders primitiven Zustand anzusehen, sondern könnte mir diese entstanden denken dadurch, daß die bei Lacertiden vorhandene Einsenkung der Epidermis allmählich wieder gehoben wurde, so daß das Keimlager für die Bildung des Epidermiszapfens mit seiner exzessiven Produktion von Körnerzellen wieder auf die Oberfläche in dasselbe Niveau mit der freien Epidermis gelangte. Diese Auffassung stimmt auch sehr wohl zu der von Haeckel (1895, p. 348) vertretenen Ansicht von den stammesgeschichtlichen Beziehungen der Agamiden und der Lacertiden. Es wird hier nämlich ausgeführt, daß die Lacertiden und Ameividen eine primitivere Stellung einnehmen, dagegen die formenreiche Gruppe der Leguane, die Agamiden und Iguaniden, mehr differenziert sind. Bei dieser Stellung der verschiedenen Lacertiliergruppen im Stammbaum würde es immerhin überraschend sein, wenn wir bei Agamiden die niedersten, bei Lacertiden die höheren Zustände finden würden.

Varanus griseus freilich, bei dem Tölg ebenfalls Papillarorgane fand, gehört zu den primitivsten Lacertiliern, doch bedarf dieser Befund noch näherer mikroskopischer Prüfung und Erwägung.

Versuchen wir nunmehr, uns über die Bedeutung der neu zusammengestellten Befunde klar zu werden. Keinesfalls kann davon die Rede sein, daß die Femoralfalten bei Diemyctilus direkte Vorstadien der Femoralorgane respektive drüsenartigen Epidermoidalorgane der Lacertilier darstellen, wohl aber ist daran zu denken, daß sich beide Einrichtungen von einem gemeinsamen Anfangszustand herleiten lassen. Die Neigung zur Produktion von Haft- und Halteapparaten, die dem Männchen zum Festhalten des Weibchens während des Kopulationsaktes dienen, ist offenbar in der Gruppe der Amphibien weit verbreitet und unter den uns bekannten lebenden Formen in sehr verschiedener

Weise zum Ausdruck gekommen. Unsere Kenntnisse sind noch zu unvollkommen, um beurteilen zu können, von welcher grundlegenden Einrichtung bei der Stammgruppe der Stegocephalen alle diese Bildungen ihren Ausgangspunkt genommen haben mögen. Wir können uns aber wohl vorstellen, daß die Bildung von Hornzacken seitens der oberflächlichen Epidermisschichten und gleichzeitig die Produktion von Falten oder von polsterähnlichen Verdickungen gemeinsame Eigentümlichkeiten zahlreicher solcher Einrichtungen waren. Derartige Gebilde können sehr wohl auch der Ausgangspunkt für die bei Lacertiliern vorhandenen Zustände geworden sein. Die Einsenkungen der Epidermis, in welchen bei Lacertiliern die Hornzapfen zur Ausbildung kommen, können sehr wohl den Tälern zwischen zwei zur Längsachse des Oberschenkels querstehenden Falten des Integumentes entsprechen. Unter diesem Gesichtspunkt erscheinen mir die Fig. 7 und 8 auf Maurers Taf. VII sehr beachtenswert. Sie zeigen, daß die Rundzellendurchsetzung oder Zellwucherung im Bindegewebe der ersten Anlage des Femoralorganes schon ganz früh in zwei Teile zerfällt, einen proximalen und einen distalen. Aus einer Zunahme dieser Bindegewebsvermehrung würden zwei Falten entstehen, zwischen denen, dem Tal vergleichbar, das Femoralorgan liegt. Es geht daraus hervor, daß das in die Tiefe der Lederhaut eingesenkte Femoralorgan und die über das allgemeine Niveau der Haut sich erhebenden Femoralfalten vielleicht auf einen gemeinsamen Ausgangspunkt sich zurückführen lassen, der dem heutigen Verhalten der Femoralfalten in der Form ganz ähnlich gewesen sein kann. Die Hornzacken der Epidermis von Diemyctylus, die nur aus einzelnen oberflächlich verhornten Zellen bestehen, und der aus Massen total verhornter Zellen aufgebaute Hornzapfen der Femoralorgane sind gewiß sehr verschiedene Gebilde. Der Unterschied liegt aber schon in dem außerordentlich verschiedenen Verhalten der Epidermis bei den vorwiegend im Wasser lebenden Amphibien und den völlig an das Landleben angepaßten Reptilien begründet und beide so verschiedenen Gebilde sind auf das engste verbunden durch die gemeinsame Erscheinung einer Umwandlung plasmatischer Gebilde in Hornsubstanz.

Wir können also das Ergebnis unserer Vergleichung in folgenden Sätzen zusammenfassen: Es finden sich an der Ventralfläche des Oberschenkels bei einzelnen anuren und urodelen Amphibien Organbildungen des Integumentes,

die an die Schenkelporen der Eidechsen erinnern. Bei Anuren sind es typische Hautdrüsen. Sie haben mit den Schenkelporen und überhaupt den drüsenartigen Epidermoidalorganen der Lacertilier nichts zu tun. Wohl aber scheint ein näherer Zusammenhang zwischen letzteren Bildungen und den Femoralfalten von Diemyctylus viridescens zu bestehen. Verdickungen des Integumentes zur Brunstzeit, auf denen eine stärkere Verhornung einsetzt, die dem Männchen zum Festhalten des Weibchens, vielleicht auch als Reizorgan dienen, sind deshalb als Ausgangspunkt für die Herausbildung der drüsenartigen Epidermoidalorgane der Lacertilier anzusehen.

Dankbar erkenne ich an, mit welchem Eifer und Erfolg Herr Herrmann Giltsch in Jena sich bemüht hat, auf den beigefügten Figuren den Charakter der Originalpräparate wiederzugeben.

Literaturverzeichnis.

1880. Batelli, Andrea, Beiträge zur Kenntnis des Baues der Reptilienhaut. Arch. mikr. Anat., Bd. XVII, p. 346—361, 2 Taf.

1911. Boas, J. E. V., Lehrbuch der Zoologie. 6. Aufl.

1885. Boulenger, G. A., Catalogue of the Lizards in the British Museum Natural History, Vol. I—III.

1829. Brandt und Ratzeburg, Darstellung und Beschreibung der Tiere. Medizin. Zoologie, Bd. I, p. 160.

1886. Braun, M., Das zootomische Praktikum, Reptilien.

1910. Bütschli, Otto, Vorlesungen über vergleichende Anatomie. Lief. 1.

1905. Claus, C., Lehrbuch der Zoologie, 7. Aufl., bearb. von Karl Grobben.

1889. Cope, E. D., The Batrachia of North Amerika. Bull. U. St. National Museum, No. 34, p. 203, 209.

1835. Cuvier, Georges, Leçons d'anatomie comparée, 2 éd., I Partie.

1829. Dugés, Anton, Mémoire sur les espèces indigênes du genre Lacerta. Annal. Sc. natur., T. XVI.

1834. Duméril, A. M., Erpétologie générale ou histoire naturelle complête des Reptiles, T. I, p. 203.

1768. Duvernoy, Über Schenkelporen der Eidechsen in Valmont de Bomare's Dictionnaire d'hist. natur. 1768—77.

1901. Gadow, Hans, Amphibia and Reptiles. The Cambridge Natural History, Vol. VIII, p. 128.

1898. Gegenbaur, Carl, Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere, Bd. I.

1895. Haeckel, Ernst, Systematische Phylogenie der Wirbeltiere, 3. Teil.
1904. Haller, B., Lehrbuch der vergleichenden Anatomie.
1893. v. Hayeck, Gustav, Handbuch der Zoologie, Bd. IV: Vertebrata Allantoidica.
1900. Hertwig, Richard, Lehrbuch der Zoologie, 5. Aufl.
1890. Hoffmann, C. K., Eidechsen und Wasserechsen in C. K. Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreiches, Bd. VI, 2, p. 454.
1857. Leydig, Franz, Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Tiere.
1872. Ders., Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier.
1892. Ders., Integument brünstiger Fische und Amphibien. Biolog. Centralbl., Bd. XII, p. 205—221.
1893. Ders., Besteht eine Beziehung zwischen Hautsinnesorganen und Haaren? Biolog. Centralbl., Bd. XIII, p. 359—375.
1758. Linnaei, Caroli, Systema Naturae, Tom. I.
1895. Maurer, Friedrich, Die Epidermis und ihre Abkömmlinge.
1832. Meissner, C. F., De amphibiorum quorundam papillis glandulisque femoralibus.
1833. Otth, A., Über die Schenkelwarzen der Eidechsen. Tiedemanns Zeitschr. Physiol., Bd. V, p. 101—104.
1830. Müller, Johannes, De glandularum secernentium structura penitiori earumque formatio in homine atque animalibus, Lib. III, p. 14.
1901. Schaefer, F., Über die Schenkelporen der Lacertilier. Zool. Anz., Bd. XXIV, p. 308—309.
1902. Ders., Über die Schenkeldrüsen der Eidechsen. Arch. Naturgesch., Jahrg. 68, Bd. I, p. 27—64, 2 Taf.
1910. Schimkewitsch, W., Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere.
1905. Tölg, Franz, Beiträge zur Kenntnis drüsenartiger Epidermoidalorgane der Eidechsen. Arb. zool. Inst. Wien, Bd. XV, p. 119—154, 3 Taf.
1889. Vogt, Carl et Yung, Emil, Lehrbuch der praktischen vergleichenden Anatomie, Bd. II: Wirbeltiére, 1889—94.
1830. Wagler, Natürliches System der Amphibien, p. 235.
1908. Werner, Franz, Reptilien und Amphibien in Sammlung Göschen „Das Tierreich", Bd. III, H. 383.
1886. Wiedersheim, Robert, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie, 2. Aufl.
1902. Ders., Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere, 5. Aufl. des Grundrisses.

Druck von Ant. Kämpfe, Jena.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Soeben erschien:

Pflanzenphysiologie

Versuche und Beobachtungen an höheren und niederen Pflanzen einschließlich Bakteriologie und Hydrobiologie mit Planktonkunde

Von

R. Kolkwitz

Mit 12 zum Teil farbigen Tafeln und 116 Abbildungen im Text

(V, 258 S. gr. 8°.) 1914. Preis: 9 Mark, geb. 10 Mark.

Das vorliegende Buch ist aus Versuchen und Übungen entstanden, die bezweckten, die Studierenden an der Berliner Universität und Landwirtschaftlichen Hochschule in die physiologische Botanik einzuführen. Es wurde deshalb stets dasjenige herausgesucht, was im Vergleich zu der aufgewendeten Zeit die beste Belehrung bot. Die in 14 Jahren bei mehr als 25 maligem Durcharbeiten bewährten Gesichtspunkte geben daher dem vorliegenden Buch besonderen Wert. Das ganze Gewächsreich ist hier in besonders übersichtlicher Disposition behandelt und namentlich der Planktonkunde große Aufmerksamkeit gewidmet worden. Das Buch wird für alle Kreise der Naturwissenschaftler, für Lehrer der Naturwissenschaften, Chemiker, Apotheker, für Mediziner, für Industrielle, deren Betriebe mit Wasser zu tun haben, und für Gärtner von besonderer Wichtigkeit sein.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig und Berlin.

Lehrbuch der Biologie

für Hochschulen

von

M. Nußbaum, G. Karsten, M. Weber

Mit 186 Abbildungen im Text

XI, 539 S. gr. 8. Geheftet 12.— Mark; in Leinen geb. 13.25 Mark.

Das Buch ist sehr anregend und inhaltreich.

Naturwissenschaftliche Wochenschrift.

Abschließend sei nur noch gesagt, daß das ganze Buch einen guten Begriff von dem Stand der modernen biologischen Forschung gibt und also mit Vorteil benutzt werden wird. *Zeitschrift für Botanik.*

Die Darstellung ist außerordentlich anregend und lebendig.

. . . . Mit Abbildungen ist das Lehrbuch reichlich versorgt, unter ihnen, besonders im pflanzenbiologischen Abschnitt, zahlreiche und vorzüglich ausgeführte Originale.

Zentralblatt für Normale Anatomie und Mikrotechnik.

Dies Lehrbuch besteht aus zwei Hauptteilen: einer Darstellung der experimentellen Morphologie und einer Biologie der Tiere und Pflanzen. Die erste von Nußbaum bearbeitete Abteilung gibt die Tatsachen aus verschiedenen Abschnitten der Entwicklungsmechanik locker aneinandergereiht wieder. Karstens Übersicht der pflanzlichen Biologie zeichnet sich durch äußerst klare Disposition und Darstellung aus, während an Webers Bearbeitung der tierischen Biologie vor allem die Fülle der zusammengetragenen und gesichteten Tatsachen erfreut. . . . Auch dieses Buch ist ein erfreuliches Symptom dafür, wie die lange getrennt marschierenden Schwesterwissenschaften Zoologie und Botanik jetzt immer mehr sich wechselseitig durchdringen und zu einer einheitlichen Biologie verschmelzen.

Münchener Medizinische Wochenschrift.

The result is a work of unusual value. *Nature.*

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

HANDWÖRTERBUCH DER NATURWISSENSCHAFTEN

Herausgegeben von

Prof. Dr. E. **Korschelt**-Marburg (Zoologie), Prof. Dr. G. **Linck**-Jena (Mineralogie und Geologie), Prof. Dr. F. **Oltmanns**-Freiburg (Botanik), Prof. Dr. K. **Schaum**-Leipzig (Chemie), Prof. Dr. H. Th. **Simon**-Göttingen (Physik), Prof. Dr. M. **Verworn**-Bonn (Physiologie) und Dr. E. **Teichmann**-Frankfurt a. M. (Hauptredaktion).

Vollständig in 10 Bänden.

Acht Bände sind seit Januar 1912 erschienen.

Bd. I—IV: Abbau—Gewebe.

4927 Seiten mit 3577 Abbildungen.

Bd. VI—IX: Lacaze-Duthiers—Transformatoren.

4840 Seiten mit 3700 Abbildungen.

Band V und X erscheinen im Frühjahr 1914.

Mehr als 300 Mitarbeiter sind es, die ihr Bestes dazu beitragen, um **eine Enzyklopädie der Naturwissenschaften in bisher unbekannter Art** zu schaffen. Die einzelnen Artikel sind von Gelehrten verfaßt, die gerade in dem von ihnen bearbeiteten Spezialgebiet besonders bewandert sind. In gedrängter Form geben also hier vorzügliche Sachkenner Überblicke über die einzelnen Wissenszweige der Naturwissenschaften.

Überall in der ganzen gebildeten Welt ist dieses umfassende Werk mit lebhafter Freude begrüßt worden. **Es ist mit einer Schnelligkeit erschienen, wie sie bisher kaum bei irgend einem Sammelwerk ähnlicher Art erreicht worden ist,** und hat sich dadurch von vornherein besondere Sympathien erworben. **Zugleich bietet gerade dieses rasche Erscheinen die Gewähr für die größtmögliche Einheitlichkeit des Ganzen und die Berücksichtigung der neuen Forschungsergebnisse in allen Bänden des Werkes.**

Der Gesamtpreis ist 200 Mark, gebunden 230 Mark.

Die erste Lieferung kann von jeder Buchhandlung zur Ansicht vorgelegt werden; ein Probeheft (mit 32 Seiten Text und Urteilen der Presse) wird kostenfrei geliefert.

Zeitschrift für positivistische Philosophie, 1. Jahrg. 1913, 2. Heft:

Lassen wir **das imposante Werk** in seiner Gesamtheit und vor allem in seiner Grundidee auf uns wirken, so müssen wir bekennen, daß hier, getragen von der Idee des Zusammenhangs der naturwissenschaftlichen Einzelgebiete unter sich und von der Überzeugung, daß die Naturwissenschaft eine einheitliche Wissenschaft ist, **nicht nur ein bloßes naturwissenschaftliches Nachschlagewerk, das jede gewünschte spezialwissenschaftliche Auskunft zu erteilen vermag, sondern zugleich eine großzügige naturwissenschaftlich-naturphilosophische Enzyklopädie von eigener, bisher noch unbekannter Art** geschaffen worden ist. Ein Werk, daß lediglich durch seine Existenz schon den einseitigen Spezialisten veranlassen wird, ja muß, wenigstens ab und zu seine Augen über die engen Grenzen seines Fachgebietes zu erheben und seine Forscherarbeit an den großen Zielen der Gesamtnaturforschung zu orientieren.

Wir werden übrigens nach Erscheinen des Schlußbandes noch einmal Gelegenheit nehmen, das **nicht nur für den naturwissenschaftlichen Fachgelehrten, sondern auch für jeden naturwissenschaftlich Interessierten wertvolle Werk** ausführlich zu besprechen.

M. H. Baege.

Buchdruckerei Ant. Kämpfe, Jena.

JENAISCHE ZEITSCHRIFT FÜR NATURWISSENSCHAFT

HERAUSGEGEBEN VON DER

MEDIZINISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN GESELLSCHAFT ZU JENA

EINUNDFÜNFZIGSTER BAND

NEUE FOLGE, VIERUNDVIERZIGSTER BAND

ZWEITES HEFT

MIT 109 FIGUREN IM TEXT UND 1 TAFEL

Inhalt:

KOCH, ALBERT, Anatomische Untersuchungen an Psychoda albipennis. (Ein Beitrag zur Kenntnis der Psychodidae.) Mit 27 Figuren im Text.

ECKARDT, ERNST, Beiträge zur Kenntnis der einheimischen Vitrinen. Mit Tafel 4 und 82 Figuren im Text.

PREIS: 12 MARK



JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1914

Zusendungen an die Redaktion erbittet man durch die Verlagsbuchhandlung.
Ausgegeben am 4. Februar 1914.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Soeben wurde vollständig:

Zoologische Forschungsreisen in Australien und dem malayischen Archipel

mit Unterstützung des Herrn Dr. **Paul v. Ritter** ausgeführt in den Jahren 1891—1893

von

Prof. Dr. **Richard Semon.**

Fünf Bände (= 34 Lieferungen). Gr. Fol. 1893—1913.

Gesamtpreis: 1315 Mark.

Übersicht über Inhalt und Erscheinungsweise des ganzen Werkes:

Erster Band: **Ceratodus.** 7 Lieferungen (1, 14, 18, 23, 24, 31, 34). Mit 84 Tafeln und 856 teilweise farbigen Abbildungen im Text. (L, 1554 S.) 1893—1913. Preis: 543 Mark.

Zweiter Band: **Monotremen und Marsupialier. I.** 5 Lieferungen (3, 5, 6, 7, 9). Mit 39 Tafeln und 90 Abbildungen im Text. (VI, 433 S.) 1894—1897. Preis: 97 Mark.

Dritter Band, erster Teil: **Montremen und Marsupialier. II, Teil 1.** 4 Lieferungen (11, 13, 16, 20). Mit 32 Tafeln und 236 Abbildungen im Text. (VI, 798 S.) 1897—1901. Preis: 111 Mark.

Dritter Band, zweiter Teil: **Monotremen und Marsupialier. II, Teil 2.** 5 Lieferungen (22, 25, 27, 28, 32). Mit 75 Tafeln und 331 Abbildungen im Text. (VI, 921 S.) 1904—1908. Preis: 221 Mark.

Vierter Band: **Morphologie verschiedener Wirbeltiere.** 7 Lieferungen (10, 15, 19, 26, 29, 30, 33). Mit 46 Tafeln und 279 Abbildungen im Text. (VI, 874 S.) 1897—1912. Preis: 195 Mark.

Fünfter Band: **Systematik, Tiergeographie, Anatomie wirbelloser Tiere.** 6 Lieferungen (2, 4, 8, 12, 17, 21). Mit 67 Tafeln und 17 Abbildungen im Text. (VI, 778 S.) 1894—1903. Preis: 148 Mark.

Die 5 Bände „Zoologische Forschungsreisen in Australien und dem malayischen Archipel, ausgeführt von Prof. Dr. Richard Semon“ bilden gleichzeitig die Bände IV, V, VI[1], VI[2], VII, VIII der **„Denkschriften der medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft zu Jena“.**

Mit der soeben erschienenen Lieferung 34 (= Band I, Lfg. 7) hat das große, aus 6 starken Foliobänden bestehende wissenschaftliche Reisewerk über Prof. Semons australische und malayische Forschungsreise und deren Ergebnisse nach 20jähriger Arbeitsdauer seinen Abschluß gefunden und dürfte unter den wissenschaftlichen Reisewerken eine einzigartige Stellung einnehmen. Denn der Erforschung der primitivsten Säugetiere, die noch auf dem australischen Kontinente leben — Monotremen, Marsupialier und Ceratodus forsteri — galt die Hauptaufgabe dieser Expedition. Der bahnbrechenden Bedeutung der ganzen Forschungsreise und ihrer wissenschaftlichen Ergebnisse widmet Geheimrat Fürbringer in dem Schlußwort eine eingehende zusammenfassende Besprechung. Der gesamte Umfang der sechs Folio-Bände besteht aus 5407 Druckseiten (678 Druckbogen), 343 Tafeln und 1809 Textabbildungen; es sind 112 Abhandlungen, welche 77 Autoren zu Verfassern haben. Keine Bibliothek wird dieses monumentale Werk missen können.

Soeben erschien:

34. (Schluß-) Lieferung:

I. Band: **Ceratodus.** 7. Lieferung.

Mit 19 Tafeln und 336 großenteils farbigen Abbildungen im Text. **Preis: 280 Mark.**

Inhalt: Prof. Dr. A. Greil, **Entwicklungsgeschichte des Kopfes und des Blutgefäßsystemes von Ceratodus forsteri. Zweiter Teil: Die epigenetischen Erwerbungen während der Stadien 39—48.** — Geheimrat Prof. Dr. Max Fürbringer, **Schlußübersicht über den gesamten Inhalt** von Prof. Semon's Zoologischen Forschungsreisen.

Anatomische Untersuchungen an Psychoda albipennis.

Ein Beitrag zur Kenntnis der Psychodidae.

Von

Albert Koch aus Neu-Isenburg bei Frankfurt a. M.

Mit 27 Textfiguren.

I. Einleitung.

(Literaturbesprechung.)

Bei einem historischen Abriß der für die Dipteren und speziell für ihre Anatomie in Betracht kommenden Literatur, haben wir im 17. Jahrhundert mit den Namen MALPIGHI und SWAMMERDAMM zu beginnen. Denn diesen Forschern kommt bekanntlich das Verdienst zu, als erste auf die Bedeutung des inneren Baues der Insekten hingewiesen und rein anatomische Studien an diesen Objekten angestellt zu haben. Während sich MALPIGHI im wesentlichen auf Untersuchungen der Seidenraupe [1]) beschränkte, widmete sich SWAMMERDAMM [2]) dem Studium einer weit größeren Anzahl von Insekten, und so beschäftigte er sich im Jahre 1668 auch mit der Anatomie von Culex. Heute kommen für die Dipterenanatomie diese Arbeiten nur insofern in Betracht, als sie wissenschaftlich wertvolle Anhaltspunkte für spätere vergleichend-anatomische Untersuchungen auf diesem Gebiete geliefert haben.

Dasselbe gilt im allgemeinen von den Arbeiten des nächsten Jahrhunderts, die durch die Namen RÉAUMUR [3]), CHARLES DE

1) MALPIGHI M., Dissertatio epistolica de Bombyce, Societati regiae Londini ad scientiam naturalem promovendam instituae dicata. Londini 1669.

2) SWAMMERDAMM, J., Buch der Natur. Leipzig 1752. (Deutsche Übersetzung der Bijbel der natuure 1737—1738.)

3) RÉAUMUR, R. A. F. DE, Memoires pour servir à l'histoire naturelle et à l'anatomie des Insectes. Paris 1734—1742.

Bonnet [1]), Roesel von Rosenhof [2]) u. a. charakterisiert sind. Bei ihnen allen handelt es sich meist um Mitteilung neuentdeckter biologischer und anatomischer Funde, die bei den verschiedensten Insekten gemacht worden sind, und vor allem um systematische Studien, oft auf Grund sehr einseitiger, morphologischer Untersuchungen. Irgendwelche bedeutenderen Spezialarbeiten über Dipteren fehlen noch vollständig. Diese finden sich erst vom Anfang des nächsten Jahrhunderts an und tragen durchweg rein systematischen Charakter. Als die wichtigsten seien hier genannt die von Fabricius [3]), Meigen [4]), Wiedemann [5]), Macquart [6]), Schiner [7]) und Löw [8]). Die erste ausführliche Anatomie der Zweiflügler stammt von dem französischen Arzt Léon Dufour, dessen anatomische Untersuchungen sich auf alle damals bekannten Dipterengattungen erstrecken. Sie sind zuerst 1844 im Auszuge (wobei besonders auf die Genitalorgane eingegangen ist) in den „Annales des Sciences naturelles" erschienen und dann 1851 in den Memoiren der Pariser Akademie der Wissenschaften als „Recherches anatomiques et physiologiques sur les Diptères" veröffentlicht worden. Psychoda ocellaris Latr. und Psychoda trifasciata Latr. haben ihm dabei als Material zur Untersuchung der Gattung Psychoda gedient.

Wir werden auf seine hierauf bezüglichen Forschungen zurückzukommen haben. Dufour stellt die Psychoden als Gattung in die Familie der Tipuliden und bemerkt, daß als einziger vor ihm Ramdohr [9]) die Anatomie dieser Tipularien untersucht, dabei sich aber ausschließlich auf den Darm beschränkt habe.

1) Bonnet, Ch., Oeuvres complètes. Contemplation de la nature. 1779—1783.

2) Rosenhof, Roesel von, Insektenbelustigungen. Nürnberg 1746—1761. — Ders., Beiträge zur Natur- und Insektengeschichte. Nürnberg 1761—1794.

3) Fabricius, Systema Antliatorum. Braunschweig 1805.

4) Meigen, Systematische Beschreibung der bekannten zweiflügeligen Insekten. Hamm 1818—1837.

5) Wiedemann, Außereuropäische zweiflügelige Insekten. Hamm 1818—1820.

6) Macquart, Histoire naturelle des insectes diptères. Paris 1834—1835. — Ders., Diptères exotiques nouveaux ou peu connus. Paris 1838—1848.

7) Schiner, Fauna austriaca: Fliegen. Wien 1860—1864.

8) Löw, Beschreibung der europäischen Dipteren. Halle 1869—1873.

9) Ramdohr, K. A., Abhandlungen über die Verdauungswerkzeuge der Insekten. Halle 1811. (Die Arbeit hat mir nicht vorgelegen.)

In einigen Punkten konnte WEISMANNS „Entwicklung der Dipteren", Leipzig 1864, bei der Abfassung dieser Arbeit von Nutzen sein. Die meisten Spezialarbeiten über Psychoda waren — außer einigen wenigen, die dann an den betreffenden Stellen näher besprochen werden sollen, — nicht zu verwenden, da sie durchweg nur die äußere Morphologie berücksichtigen oder biologischen Inhaltes sind.

DUFOUR schließt die Einleitung zu seinen „Recherches anatomiques" mit den Worten: „A peine ai-je défriché la superficie du champ. Il y a encore immensément à faire." Wenn natürlich dieser Schlußsatz heute nur noch in weit bescheidenerem Maße Geltung haben kann, so ist doch die Anatomie der Zweiflügler keineswegs so durchgearbeitet, wie es schon im Hinblick auf die Zusammenstellung einer natürlichen Systematik zu wünschen wäre Durch die vorliegende Arbeit über Psychoda albipennis sollen Beiträge zur Anatomie und Histologie der Dipteren geliefert und die von früheren Forschern angegebenen Resultate auf Grund der inzwischen vervollkommneten Untersuchungsmethoden nachgeprüft werden.

II. Material und Technik.

Das zur Untersuchung dienende Material, das in liebenswürdiger Weise von Herrn Dr. P. SACK-Frankfurt a. M. als Psychoda albipennis bestimmt wurde, siedelte sich ursprünglich von selbst in einer zur Zucht von Pericoma angelegten Mistkultur an. Es ist dann gelungen, die Tiere den ganzen Sommer hindurch, bis in den Spätherbst hinein, weiterzuziehen.

Für die Lebensdauer der Psychoda in den Zuchtgläsern wurde ein Mittelwert von 3 Tagen beobachtet; das Ei-, Larven- und Puppenstadium betrug zusammen 12—14 Tage, so daß durchschnittlich alle 2 Wochen neues Material zur Untersuchung vorhanden war.

Von Herrn Dr. JACOBFEUERBORN wurde mir dann eine Kultur von Psychoda phalenoides zur Verfügung gestellt, deren Larven in warmen Küchenabwässern gefunden und zur Zucht benutzt worden waren. Diese Art wurde ebenfalls auf ihre Anatomie hin bearbeitet, jedoch können im Rahmen dieser Arbeit von den Ergebnissen nur einige wenige, die vom vergleichend-anatomischen Standpunkte aus interessant sind, Erwähnung finden.

Die Fixierung der Objekte scheiterte im Anfang an der Undurchlässigkeit des Chitins für die Konservierungsflüssigkeit. Da die Tiere wegen ihrer geringen Größe (durchschnittliche Länge: 2 mm) für diese Untersuchung in toto konserviert werden mußten, führte die Fixierung mit Sublimat-Alkohol-Eisessig, Formol-Alkohol-Eisessig oder CARNOYschem Gemisch aus dem oben angegebenen Grunde zu keinen befriedigenden Resultaten. Mit einer nachträglichen Erweichung des Chitins auf Grund der von K. BEDAU[1]) angegebenen Methode, mit Hilfe von Seifenspiritus, wurde bei den nach obigen Methoden konservierten Exemplaren ebenfalls keine Erfolge erzielt. Der Seifenspiritus erweichte zwar das Chitin und machte es zum Schneiden geeigneter, jedoch war stets das innere Gewebe — auch bei verminderter Einwirkungszeit des Seifenspiritus — zu sehr angegriffen. Brauchbare Ergebnisse lieferte schließlich nur die Anwendung des HENNINGSschen Gemisches[2]), das ein Erweichen des Chitins und Fixieren der Weichteile gleichzeitig bewirkte, das aber auch nur in frisch bereitetem Zustande wirklich gute Objekte ergab.

Da die Psychoden auf Körper und Flügeln mit einem dichten Pelz von grauen unbenetzbaren Haaren, einem „voile hydrofugue" umgeben sind, wurden sie vor dem Konservieren erst einige Sekunden in 96⁰/₀ igen Alkohol gebracht. Dieser machte die Objekte zur Aufnahme der Konservierungsflüssigkeit dadurch geeignet, daß er die Fettstoffe der Haare löste und vor allem die Luftblase beseitigte, mit der die Tiere stets umgeben sind, wenn man sie in einer nicht stark alkoholischen Lösung unterzutauchen versucht.

Die Schnitte wurden je nach ihrer Bestimmung in einer Dicke von 5 oder 10—20 μ hergestellt. Gefärbt wurden sie mit Hämatoxylin (nach BÖHMER-HANSSEN) unter Nachfärbung mit Eosin in wässeriger Lösung oder Orange G, das in 70 % igem Alkohol gelöst war.

Der allgemeine Verlauf der Organe im Körper wurde durch Rekonstruktionen festgestellt, und da ich das von mir eingeschlagene Verfahren in der Literatur nirgends erwähnt gefunden habe, sei es mir gestattet, an dieser Stelle kurz darauf einzugehen.

1) BEDAU, K., Das Facettenauge der Wasserwanzen. Zeitschr. f. wiss. Zool., 1906, Bd. XCVII, H. 6.

2) LEE und MEYER, Grundzüge der mikroskopischen Technik. Berlin 1910, p. 421.

Die sonst gebräuchliche Methode des Ausmessens versagte in unserem Falle, da ja die Lage der einzelnen Organe zueinander vorerst unbekannt war. Ebenso lieferte das Verfahren mit Hilfe von „Richtungsebenen", die vor dem Schneiden am Blocke angebracht wurden [1]), keine guten Resultate, da bei der Dünne der Schnitte stets Verzerrungen der entstehenden „Richtungslinien" auftraten.

Ich ging deshalb folgendermaßen vor: Nachdem die Schnitte der betreffenden Serie unter genauer Beibehaltung der Vergrößerung mit Hülfe des Zeichenapparates auf einzelne Blätter gezeichnet worden waren, wurde eine der Zeichnungen mit zwei sich schneidenden „Richtungslinien" versehen, deren Lagen beliebig, aber für den speziellen Fall geeignet angenommen wurden. Auf diese Zeichnung wurde dann die durch Baden in Xylol durchsichtig gemachte Abbildung des folgenden Schnittes der Serie so gelegt, daß eine möglichst große Deckung beider Bilder erfolgte. (Bei dem Zurdeckungbringen der Zeichnungen Berücksichtigung möglichst vieler Organe!) Da die durch die beiden Zeichnungen dargestellten Objekte ursprünglich nur um die Dicke eines Schnittes, also höchstens um 20 μ voneinander entfernt waren, ließ sich die Deckung — wenigstens stellenweise — fast vollständig ermöglichen. Die in der ersten Zeichnung festgelegten „Richtungslinien" wurden dann auf die zweite übertragen und dieses Verfahren fortgesetzt, bis alle Abbildungen damit versehen waren. Die Rekonstruktionen konnten dann in der bekannten Weise ausgeführt werden.

Es handelt sich also sozusagen um ein nachträgliches Anbringen der „Richtungsebenen", ein Verfahren, das in all den Fällen, wo dies ursprünglich nicht geschehen ist, oder wo es wegen der Dünne der Schnitte erfolglos wäre, von Nutzen sein kann.

Der weitaus größte Teil aller Untersuchungen wurde an Schnitten angestellt; für manche Zwecke jedoch — so z. B. für die Feststellung von dem Verlaufe des Endoskelettes im Thorax — wurden Totalpräparate angefertigt, und zwar durch einfaches Aufhellen der Objekte in Nelkenöl oder Kreosot, eventuell nachdem die Tiere vorher 12—18 Stunden in Hämalaun durchgefärbt und in Alkohol differenziert worden waren.

1) Zwei aneinanderliegende Flächen des Blockes wurden mit dem Rasiermesser glatt geschnitten und mit einer Lösung von Frankfurter Schwarz in Xylol dünn überzogen.

Vorliegende Untersuchungen wurden im zoologischen Institut der Westfälischen Wilhelms-Universität zu Münster unter Leitung von Herrn Prof. Dr. W. Stempell ausgeführt. Es sei mir gestattet, auch an dieser Stelle meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. Stempell, für das der Arbeit entgegengebrachte Interesse sowie überhaupt für die bei meinen Studien von ihm erfahrenen Förderungen meinen herzlichsten Dank auszusprechen.

Ebenso bin ich Herrn Privatdozenten Dr. Thienemann für die Anregung zu dieser Arbeit, wie dem ersten Assistenten vom zoologischen Institut, Herrn Dr. Jacobfeuerborn, und Herrn Dr. Nick vom Frankfurter Senckenberg-Museum für ihre liebenswürdigst erteilten Ratschläge zu Dank verpflichtet.

III. Allgemeines über die Lage der Organe.

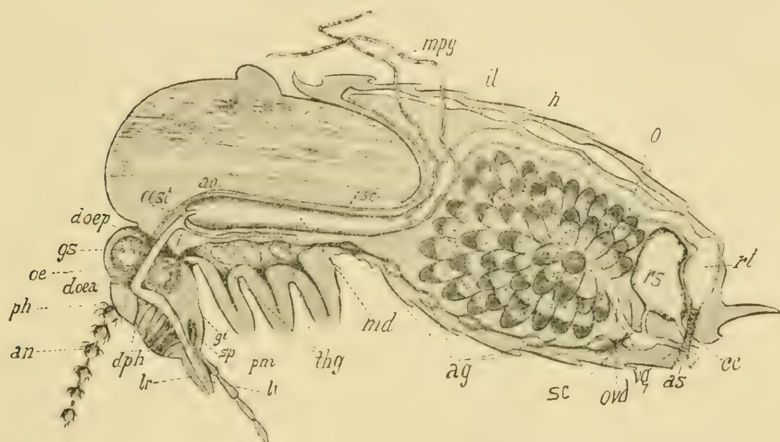
Ehe wir auf die anatomischen Verhältnisse von Psychoda albipennis im einzelnen eingehen, haben wir eine morphologisch auffällige Tatsache zu besprechen, die dem Psychodenkörper äußerlich den charakteristischen Habitus verleiht und im Innern die vom allgemeinen Schema abweichende Lage einzelner Organe erklärt.

Es handelt sich um das Scutum und Postscutellum des Mesonotums, jene beiden Chitinplatten, die bei einem Vergleich der einzelnen den Thorax zusammensetzenden Skelettstücke sofort durch ihre Gestalt und Größe auffallen. Eine Beschreibung dieser Teile findet sich bei Dell[1]) für Psychoda sexpunctata, und da bei albipennis die Verhältnisse genau so liegen, können wir die betreffende Stelle hier wiedergegeben. Es heißt da (l. c. p. 309): „The scutum extends forwards above the head, so that the head and prothorax are depressed to the ventral side, and the face looks downwards. — The postscutellum . . . . underlies the metathorax and the dorsal part of the first and second abdominal segments. It thus appears in longitudinal section as an enormous dorsal invagination of the cuticula, running backwards into the body as far as the hinder end of the second abdominal segment.“

---

1) Dell, I. A., The structure and life history of Psychoda sexpunctata. Trans. of the Entom. Society. London 1905.

Der auf die angegebene Weise tief in den Körper eindringende und so zum Endoskelett werdende Teil des Postscutellums ebenso wie die durch das Tergum des Mesonotums bedingte Lage des Kopfes zwingen die Organe — vor allem Herz und Darm —



Textfig. 1. Schematische Rekonstruktion von Psychoda albipennis. ♀.

den sonst im allgemeinen beobachteten geradlinigen Verlauf in der Längsrichtung des Insektes aufzugeben und die Form anzunehmen, die uns die schematische Rekonstruktion zeigt und die wir im folgenden näher zu betrachten haben werden.

IV. Nahrungsaufnahme der Imago.

Wir wollen dem Kapitel, das den Darm von Psychoda albipennis behandeln soll, eine kurze Bemerkung biologischer Natur vorausschicken. Es handelt sich um die Frage nach der Art der Nahrung, die das Tier aufnimmt, oder allgemeiner um Feststellung der Tatsache, ob das Insekt als Imago überhaupt frißt oder nicht. Es herrscht in den zahlreichen biologischen Notizen, die sich auf Psychoda und ihre Verwandten beziehen, über diesen Punkt keine Klarheit. Dufour schreibt, daß er bei Untersuchung der Familie der Tipuliden in dem Darmkanal stets eine geringe Menge ungefärbter oder grünlicher Flüssigkeit angetroffen habe. Wie weit es sich aber dabei um aufgenommene Nahrung handelt und wie weit diese Angabe speziell für Psychoda in Betracht kommt, ist natürlich aus dieser allgemeinen, auf die ganze Familie Bezug nehmenden

Bemerkung nicht zu ersehen. Bei Dell heißt es (l. c. p. 307): „The fly apparently does not . . . feed at all, since no traces of food have been observed in its reduced alimentary canal, nor has it ever been seen to take in food.“

Es ist mir auch niemals gelungen, eine direkte Nahrungsaufnahme der Imago zu beobachten — bei der Kleinheit des Tieres dürfte dies auch schwerlich gelingen —, jedoch fand ich, im Gegensatz zur Beobachtung Dells, auf Schnitten stets irgendwelche Partikelchen in dem Darmlumen.

Daß es sich bei diesem Inhalt des Imagodarmes um Reste von Nahrung handeln kann, die die Larve aufgenommen hat, ist unmöglich; denn Weismann schreibt (l. c. p. 212), „daß der Nahrungskanal der Larve in seiner ganzen Länge zerstört wird und daß aus seinen Trümmern sich der neue Darm aufbaut“.

Besteht der Darminhalt aus Nahrungspartikelchen — und das scheint mir das Wahrscheinliche — so ist dadurch die Tatsache der Nahrungsaufnahme der Imago bewiesen. Da es sich aber vielleicht auch um den Rest des Larvendarmes handeln kann, so läßt sich das biologische Problem, ob die Imago frißt, auf diesem Wege nicht lösen.

Einen Schluß auf die Art der Nahrung, die Psychoda eventuell aufnehmen kann, ist aus der Form und dem Bau von Mund und Darm zu ziehen. Es kann sich — wie bei vielen anderen Dipteren — nur um winzige Mengen von Flüssigkeit oder fein gepulverter Nahrungsteilchen handeln, die mit dem Rüssel eingesogen respektive mit der Zunge aufgeleckt werden.

V. Der Darmtraktus.

A. Morphologie.

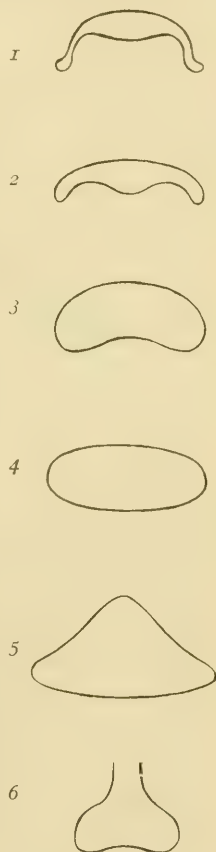
Die einzige Bemerkung, die ich über den Darmkanal von Psychoda gefunden habe, ist die oben zitierte Stelle aus Dell, wo von einem „reduced alimentary canal“ die Rede ist. Wir werden sehen, daß diese allgemeine Bemerkung keineswegs für den ganzen Darmtraktus Gültigkeit haben, sondern höchstens auf einzelne Teile desselben (vor allem auf das Ileum des Enddarmes) angewandt werden kann.

Die drei Hauptabschnitte des Insektendarmes sind auch bei Psychoda albipennis deutlich zu unterscheiden.

Der Vorderdarm besteht aus fünf Abschnitten: Mundhöhle, Pharynx, Ösophagus, Kropf (Ingluvies) und Ösophagusstiel. Seine Ausdehnung ist auf Kopf und Prothorax beschränkt, die er in einem nach dem Abdomen zu geöffneten Bogen durchzieht. Er hat eine Länge von rund 0,5 mm, wobei die Länge des Kropfes, als Anhang des Darmtraktus, nicht mit in Betracht gezogen und für die Längsausdehnung der Mücke der Wert von rund 2 mm gerechnet ist.

An die durch die Mundgliedmaßen gebildete Mundhöhle schließt sich als der erste eigentliche Darmteil der Pharynx an. Er besteht aus einem stark chitinisierten Rohr, das auf den Querschnitten meist eine kreisförmige bis ovale Schnittfigur ergibt, und das den Kopf in der durch die Mundhöhle bestimmten Richtung durchzieht. Er verläuft dicht unterhalb der oberen Schädeldecke und hat eine Länge von 0,255 mm.

Der Darmtraktus biegt dann unter einem stumpfen Winkel von ungefähr 100° nach dem Thorax zu um und bildet den Ösophagus, der eine Länge von 0,205 mm hat und die Schlundkommissur geradlinig passiert. Er bildet ebenfalls ein stark chitinisiertes Rohr, das aber — im Gegensatz zum Pharynx — auf Querschnitten stets eine unregelmäßige, meist dreilappige Schnittfigur liefert (vgl. Textfig. 3). Diese Tatsache läßt darauf schließen, daß der Ösophagus tief einschneidende Längsfurchen besitzt. Für Dytiscus marginalis, bei dem Ösophagus und Kropf dieselben Erscheinungen zeigen, sollen nach Rungius[1]) diese Furchen eine große Ausdehnungsfähigkeit des Darmlumens im angefüllten Zustande ermöglichen. Ich habe jedoch auf allen Schnittserien stets dieselben Bilder erhalten und nie einen Ösophagus gefunden, der derart mit Nahrung angefüllt

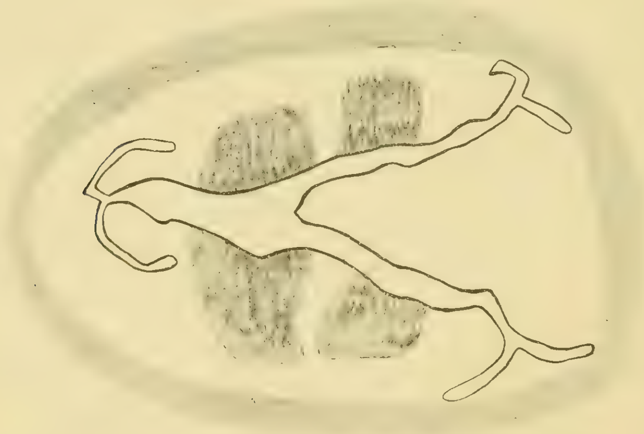


Textfig. 2. Querschnitte durch den Pharynx. *4* Durch den mittleren Teil desselben, die regelrechte Durchschnittsfigur zeigend; *5* und *6* zeigen den allmählichen Übergang zum Ösophagus; *3*—*1* den Übergang zur Mundhöhle.

1) Rungius, H., Der Darmkanal der Imago und Larve von Dytiscus marginalis. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1912, Bd. XCVIII, H. 5.

gewesen wäre, daß sich weniger tiefe Einfaltungen gezeigt hätten. Es erscheint mir deshalb bei Psychoda eine ähnliche Erklärung für die Bedeutung der Falten ausgeschlossen; vielmehr glaube ich, daß in unserem Falle die Speiseröhre nur deswegen solche Gestalt besitzt, weil sie auf diese Weise den ansitzenden Muskeln eine größere und bessere Angriffsfläche bietet, als es bei einem einfachen Rohre mit rundem oder elliptischen Querschnitte der Fall wäre.

Der Ösophagus mündet in den Kropf (Ingluvies, Pansen nach Dufour), der bei Psychoda ebenso wie bei vielen anderen Dipteren, bei den Lepidopteren und einzelnen Neuropteren einen



Textfig. 3. Querschnitt durch den Ösophagus an der Stelle des Durchtritts durch die Schlundkommissur, die Ansatzstelle der Musculi dilatatores oesophagi zeigend.

Anhang des eigentlichen Darmrohres bildet. Die Richtung des Kropfes ist zu der des Ösophagus genau senkrecht. Er liegt auf der ventralen Seite des noch zu beschreibenden Mitteldarmes, und zwar etwas nach links zu. Der Kropf hat eine Ausdehnung von 0,579 mm und bildet in seinem ganzen Verlaufe einen ungefähr gleichweiten, geraden Schlauch, der im Mesothorax blind endigt. Die Bemerkung bei Dufour (l. c. p. 213): „le réservoir de la panse est ovoïde dans les Psychodes“ hat daher für Psychoda albipennis keine Gültigkeit.

Ein auf den Kropf folgender Kaumagen (proventriculus, gésier, ventriglio), der bei vielen Insekten „der morphologisch höchstentwickelte und komplizierteste Teil des ganzen Darm-

kanals" (RUNGIUS, l. c. p. 27) ist, fehlt bei Psychoda vollständig, da er stets nur bei solchen Formen vorkommt, die feste und harte Nahrung zu sich nehmen und die dann auch immer durch den Besitz beißender Mundwerkzeuge ausgezeichnet sind [„Locustiden, Grylliden, Mantiden, Carabiden, Dytisciden, Scolytiden usw."[1])].

Das letzte Stück des Vorderdarmes, die Verbindung von Kropf und Ösophagusmündung mit dem Chylusdarm, ist der Ösophagusstiel, ein Darmteil, von etwa 0,40 mm Länge, der durch seine Lage eine Fortsetzung der Richtung des Ösophagus bildet und der mit der sog. Valvula cardiaca in dem Mitteldarm endigt, einer inneren Klappe, die schon von DUFOUR bei Tipuliden gefunden worden ist und die von ihm als Analogon zu der Kardia der „grands animaux" bezeichnet wurde.

Der Mittel- oder Chylusdarm, wahrscheinlich der entodermale Teil des Darmkanals, verläuft von der Einmündungsstelle des Vorderdarmes aus, parallel zum Kropf durch Meso- und Metathorax und endigt im zweiten Abdominalsegment, gewöhnlich an der Stelle, wo das oben beschriebene Postscutellum sein Ende erreicht. An dieser Stelle nimmt er die vier MALPIGHIschen Gefäße auf, die getrennt in den Darm münden. Der Chylusdarm bildet ein kaum oder gar nicht gewundenes Rohr, das 0,714 mm lang und gut doppelt so stark wie der Vorderdarm ist. An der Einmündung des Ösophagusstiels beträgt sein äußerer Durchmesser 0,085 mm, ein Wert, der im weiteren Verlaufe des Darmes kleiner wird und an der Einmündungsstelle der MALPIGHIschen Gefäße ungefähr noch zwei Drittel der anfänglichen Größe beträgt.

Am Enddarm lassen sich Ileum und Rektum unterscheiden, wenn auch bei Psychoda — wie bei den Dipteren überhaupt — keineswegs ein solch scharfer Unterschied zwischen diesen beiden Darmteilen besteht, wie es bei anderen Insekten (Dytiscus, Silpha, Necrophorus, Nepa usw. et Lépidopteres diurnes — HENNEGUY, l. c. p. 71 —) der Fall ist, wo die beiden Teile morphologisch und histologisch auffällige Verschiedenheiten zeigen und wo durch Einmünden des Ileums in das Rektum die Bildung eines Coecums zustande kommt.

Bei Psychoda steigt das Ileum von der Einmündungsstelle des Chylusdarmes ab, parallel zu dem als Endoskelett anzusehenden Teile des Postscutellums, ventro-dorsal in die Höhe und verläuft

1) HENNEGUY, L. F., Les Insectes: Morphologie, Reproduction, Embryogénie. Paris 1904.

dann in zahlreichen Windungen dicht unterhalb der Rückenfläche des Abdomens (vgl. Textfig. 4).

Es weicht auf diese Weise den Genitalorganen aus, die — hauptsächlich bei den Weibchen — den ganzen Hinterleib ausfüllen (vgl. Textfig. 1). Und zwar wird das Ileum so dicht an die Rückenfläche gedrängt, daß auf Frontalschnitten Herz und Darm gleichzeitig getroffen werden. Die Länge dieses Darmteiles beträgt rund 1,0 mm, so daß bei Psychoda das Ileum und nicht — wie es nach Dufour im allgemeinen bei Dipteren der Fall sein soll — der Chylusdarm das größte Stück des Nahrungskanals bildet.



Textfig. 4. Frontalschnitt durch das Abdomen, die Windungen des Enddarmes zeigend.

Das Ileum schwillt an seinem hinteren Ende zu einer langgestreckten, ungefähr eiförmigen Blase an, die als Rektum zu bezeichnen ist. Dieses setzt sich fast rechtwinkelig an das Ileum an und erreicht so in dorso-ventraler Richtung seine längste Ausdehnung, ungefähr 0,255 mm. Es endet mit einer wieder stark verengerten Röhre im Anus, der ventralwärts im letzten Abdominalsegment zu liegen kommt.

Bei einer mittleren Länge der Mücke von 2 mm zeigen die drei Hauptabschnitte des Darmes im allgemeinen folgende Maße:

Pharynx:	0,255		
Ösophagus:	0,205	Vorderdarm:	0,500
„ -Stiel:	0,040		
Chylusdarm:	0,714	Mitteldarm:	0,714
Ileum:	1,000	Enddarm:	1,255
Rektum:	0,255		
Gesamtlänge des Darmtraktus:			2,469

Die Gesamtlänge des Darmes beträgt demnach rund 2,5 mm, d. h. etwa die $1^1/_4$-fache Länge der Mücke. Er ist also bei Psychoda jedenfalls größer als die Körperlänge, und deshalb ist der DUFOURsche Satz, daß bei den „Tipuliden“ die Länge des Darmes kleiner sei als die des Körpers speziell für Psychoda unrichtig.

Die Mundgliedmaßen.

Ich lasse nun der morphologischen Betrachtung des Darmtraktus eine Besprechung der Mundteile von Psychoda albipennis folgen. Wenn auch ein solches Kapitel zu einer anatomischen Untersuchung eigentlich nicht hinzugehört, halte ich es in diesem Falle doch für gerechtfertigt, da für das Verständnis des Zustandekommens der Mundhöhle, dieses ersten Abschnittes des Darmkanals, eine genauere Kenntnis der Morphologie der Mundgliedmaßen nötig ist, und da in der Literatur keine einwandsfreie Beschreibung derselben vorliegt, auf die an dieser Stelle verwiesen werden könnte. Angaben über die Mundteile von Psychoda fand ich bei BECHER[1]) und DELL (vgl. p. 17, Anm. 1). Dieser hat in seiner schon des öfteren zitierten Arbeit an Hand rein schematischer Zeichnungen eine knappe Beschreibung der Mundteile von Psychoda sexpunctata gegeben, die das wesentlichste kurz betont, aber auf Einzelheiten nicht eingeht.

BECHER hat (l. c. p. 136 f.) die Mundgliedmaßen der Psychodidae studiert an den Arten:

Psychoda phalenoides L.,
Pericoma nubila Mg. und
Phlebotomus Papatasii Scop.

Seine Beschreibung und Zeichnung der Mundteile von Psychoda phalenoides habe ich an dem von mir konservierten Materiale nachgeprüft und dabei verschiedene Ungenauigkeiten feststellen können, die sich wohl durch die primitive Untersuchungsmethode von BECHER erklären lassen.

Über die Mundteile der Art albipennis selbst konnte ich keinerlei Angaben finden.

1) BECHER, E., Zur Kenntnis der Mundteile der Dipteren. Denkschr. der kais. Akad. d. Wiss., math.-naturw. Kl., Bd. XLV. Wien 1882.

Als Hauptanhaltspunkt bei der Abfassung dieses Kapitels hat mir die DIMMOCKsche[1]) Dissertation über die Mundteile der Dipteren gedient, von der ich wiederholt zu reden haben werde.

Die Mundteile vom Psychoda albipennis setzen sich zusammen aus Oberlippe, Stechborste (Hypopharynx), Maxillen und Unterlippe. Mandibeln fehlen, da diese bei den Dipteren nach BECHER „nur den Weibchen blutsaugender Orthoraphen zukommend“ sind.

Bis auf die Maxillen sind alle Mundteile unpaare Organe. Sie entspringen unterhalb der Augen, an dem abdominalwärts gerichteten Teile des fast ventral gelegenen Kopfes und verlaufen — ungefähr parallel der Längsrichtung der Mücke — von vorn nach hinten. Mit Ausnahme der Maxillarpalpen sind alle Mundteile von gleicher Größe, durchschnittlich 0,150 mm lang.

Die Oberlippe (Textfig. 5, *2*), die ja morphologisch einen unmittelbaren Bestandteil des Craniums bildet, aber ihrer physiologischen Bedeutung nach zu den Mundwerkzeugen zu rechnen ist, hat die Gestalt eines gleichschenkeligen Dreiecks. Sie sitzt einem viereckigen Basalteile auf, dem als Clypeus zu bezeichnenden Chitinelement der Schädelkapsel, und ist mit diesem auf der oralen Seite direkt verwachsen, außen jedoch durch eine Querfurche scharf getrennt. Da die Oberlippe von zwei Muskeln, die vom Clypeus ausgehen, der Länge nach durchzogen wird, so ist auf eine Beweglichkeit derselben gegen den Clypeus an der Ansatzstelle der Oberlippe zu schließen. Durch ihre Kontraktion können diese Muskeln die Oberlippe heben, d. h. die Mundhöhle erweitern. Sie sind also zu den Dilatatoren im weiteren Sinne zu zählen die die Aufgabe haben, das Darmlumen zu vergrößern. Antagonisten dieser Muskeln, die DIMMOCK kurzweg als „pharyngeal muscles“ bezeichnet, aber richtiger mit Musculi levatores labri zu benennen sind, sind nicht vorhanden. Sie werden nach RUNGIUS





Textfig. 5. Labium und Labrum.

1) DIMMOCK, G., The anatomy of the mouthparts and of the sucking apparatus of some Diptera. Boston 1881.

durch die „elastische chitinöse Cuticula“ ersetzt. Die Oberlippe endet in einer stumpfen Spitze und ist mit feinen dünnen Haaren versehen. Von ausgesprochenen Geschmacksorganen, wie sie BECHER bei einzelnen Dipteren gefunden haben will, konnte nichts beobachtet werden. Eine Beschreibung der Hautsinnesorgane im allgemeinen, die sich an der Oberlippe ebenso wie an den anderen Mundteilen vorfinden, gehört aber nicht in den Rahmen meines Themas (vgl. die gründlichen Untersuchungen, die HOCHREUTHER[1]) über diesen Gegenstand bei Dytiscus marginalis angestellt hat).

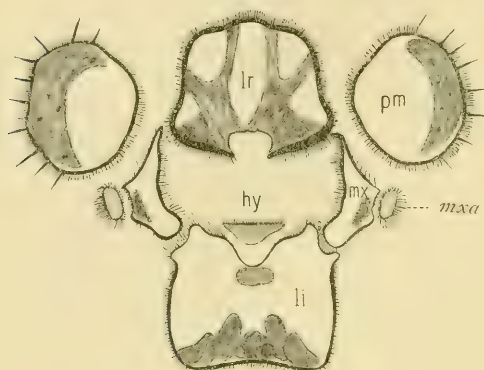
Bei den Dipteren, die DIMMOCK auf die Anatomie der Mundteile hin bearbeitet hat, findet sich stets als Anhang der Oberlippe ein Epipharynx, der mit dem Labrum mehr oder weniger weit verwachsen sein kann und mit diesem als „labrum-epipharynx (DIMM.)“ die Oberlippe bildet. Diese Tatsache würde mit der Angabe übereinstimmen, die sich bei HENNEGUY über das Vorkommen des Epipharynx bei Dipteren findet. Es heißt da (l. c. p. 41), daß „les stylets représentant l'épipharynx et l'hypopharynx existent toujours“. Es ist mir jedoch nicht gelungen, für Psychoda einen Epipharynx nachzuweisen, weder als selbständiges Organ noch als Bestandteil der soeben beschriebenen Oberlippe. Auch bei BECHER und DELL findet sich keinerlei Erwähnung dieses Gebildes. Wir müssen deshalb entweder annehmen, daß in unserem Falle Epipharynx und Labrum so sehr miteinander verwachsen sind, daß man garnicht mehr von zwei Komponeten der Oberlippe reden kann, oder die Allgemeingültigkeit des HENNEGUYschen Satzes über das Vorhandensein des Epipharynx bei Dipteren bestreiten. Dieses scheint mir das richtigere, da auch schon bei anderen Arten das Fehlen von Epipharynx festgestellt worden ist, wie z. B. bei Sargus von MENZBIER[2]). Die Oberlippe, die wir nach dem Gesagten als Labrum bezeichnen dürfen, ist auf ihrer oralen Seite vom Grunde bis zur Spitze ausgehöhlt (vgl. Textfig. 6).

Diese so gebildete Rinne wird verschlossen durch den direkt unter dem Labrum liegenden Hypopharynx (vgl. Textfig. 6 und 7 *hy*), diesen unpaaren Anhang der Unterlippe, der auch als Stechborste oder Zunge bezeichnet wird. BECHER sagt von diesem Organe, daß es von gleicher Länge wie die Oberlippe sei, DELL

1) HOCHREUTHER, R., Die Hautsinnesorgane von Dytiscus marginalis. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1903, Bd. CIII.

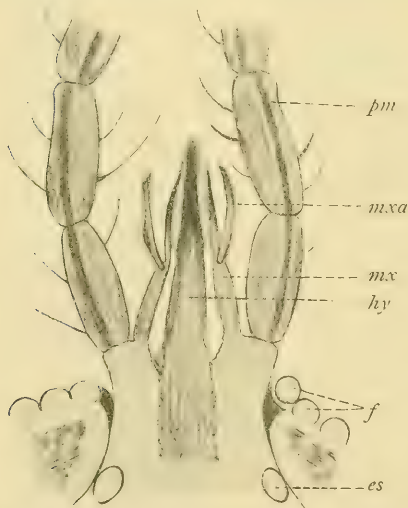
2) MENZBIER, M. A., Über das Kopfskelett und die Mundwerkzeuge der Zweiflügler. Bull. Soc. imp. natur. de Moscou. 1880, T. LV.

dagegen beschreibt es als ein sehr kleines Dreieck, das dem Labium vorn ansitze. BECHERS Angabe, die sich auf Pericoma bezieht und die auch mit seiner Zeichnung der Stechborste vom Psychoda phalenoides übereinstimmt, hat sich bei albipennis und phalenoides als richtig erwiesen. Die von DELL bearbeitete Art sexpunctata hat mir nicht vorgelegen. Ich kann mir aber nicht denken, daß bei dieser Form eine so große Abweichung von den bei Pericoma, Psychoda albipennis und phalenoides beobachteten Verhältnissen vorliegen sollte.



Textfig. 6. Querschnitt durch die Mundteile von Psychoda.

Die Stechborste besteht aus einem dünnen, stark chitinisierten Stilett, das etwas schmaler als die Oberlippe, aber so breit ist, daß es die im Labrum vorhandene Höhlung verschließen kann. An den Seiten findet man dichte Behaarung und ebenso an dem in eine scharfe Spitze auslaufenden vorderen Ende. Muskeln fehlen vollständig, und auch von einer auf der Zunge längs verlaufenden Rinne oder Chitinleiste — wie sie z. B. DIMMOCK für Culex beschreibt — ist nichts zu bemerken.



Textfig. 7. Längsschnitt durch die Mundteile von Psychoda.

Die Maxillen liegen auf beiden Seiten der Stechborste. Sie sind ebenso lang wie diese, aber nur bei genauerer Untersuchung zu sehen, da sie dorsal von dem Rande der Oberlippe,

ventral von dem Labium bedeckt werden. Es sind nach vorn spitz zulaufende Chitinstäbchen, die auf der Innenseite mit dichten Haaren besetzt sind und gemeinsam mit den übrigen Mundteilen unter dem vorderen Rande des Clypeus am Kopfe ansitzen.

Etwas unterhalb des Mittelpunktes entspringt an jeder Maxille nach außen ein dünnes, spitzes Chitinstilett, das mit seinem distalen Ende bis an die Spitze der Maxille reicht (Textfig. 7 *mxa*). Es ist außen behaart und scheint in der Ansatzstelle beweglich. Die Anwesenheit eines Muskels konnte ich allerdings nicht mit Sicherheit feststellen. BECHER hat diesen Anhang nicht beobachtet, er findet sich aber sowohl bei Psychoda albipennis wie bei phalenoides, ist auch bei DELL in der Zeichnung der Mundteile von Psychoda sexpunctata vorhanden. Ich habe sonst bei keinem Dipteron eine ähnliche Erscheinung beschrieben gefunden. Es scheint demnach ein speziell bei Psychoda auftretendes Gebilde zu sein. Vom vergleichend-anatomischen Standpunkte aus könnte man es wohl als ein dem Lobus externus der kauenden Mundgliedmaßen homologes Organ ansehen.

Nahe der Basis der Maxillen, auf einem kleinen Chitinvorsprung, den man eventuell als Cardo bezeichnen könnte, entspringen die beiden Maxillarpalpen, große viergliederige Taster von 0,340 mm Länge, die alle übrigen Mundteile weit überragen.

Die Muskeln der Maxillen, die Retractores maxillae, sitzen — ebenso wie das DELL von den Antennenmuskeln beschreibt — an dem Endoskelett des Kopfes an. Dieses besteht aus einem Paar den Kopf unterhalb der Augen durchbohrenden Chitinröhren (im Querschnitt zu sehen auf Textfig. 7 *cs*), „which seem to act as struts, and prevent the head from yielding when a strain is put upon it by the contraction of the muscles". (DELL, l. c. p. 305.)

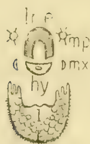
Die Unterlippe (vgl. Textfig. 5, *l*) ist ein unpaares Gebilde, sowohl bei Psychoda albipennis wie bei phalenoides, wird auch bei BECHER für Psychodidae allgemein als solches beschrieben. Die Zweiteiligkeit des Labiums bei sexpunctata (nach DELL) scheint mir deshalb zweifelhaft. Die Unterlippe ist ungefähr von derselben Größe wie das Labrum, ebenso wie dieses auf der Innenseite konkav und außen behaart. Sie entspringt dicht unterhalb des Hypopharynx und ist am Rande mit lappenförmigen Ausbuchtungen (in der Regel sechs) versehen, von denen die beiden vordersten als Labellen oder Endlippen des

Labiums zu betrachten sind. Diese sind am Rande mit starken Haaren besetzt. Zwischen ihnen ist der Einschnitt in die Unterlippe ziemlich tief — es ist das die Stelle, wo die Spitze der Stechborste zu liegen kommt —, und diese Tatsache hat wohl bei Dell die vermeintliche Zweiteiligkeit der Unterlippe verursacht. Die Labellen scheinen nicht — wie z. B. bei Culex — gegeneinander verschiebbar zu sein; denn es findet sich bei Psychoda in jeder Endlippe, wie auch in jedem der anderen Randteile nur ein Muskel — nicht ein aus M. extensor und flexor bestehendes Muskelpaar —, der an der Basis der Unterlippe inseriert. Es ist also nur ein Einrollen der Randlappen möglich, wie das auch Dell für Psychoda sexpunctata angibt. Pseudotracheen sind in den Labellen nicht vorhanden.

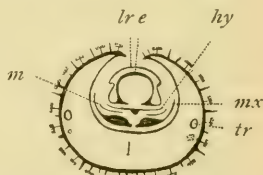
B. Histologie und physiologische Bedeutung der einzelnen Darmteile.

Wenn wir nun zur Untersuchung der histologischen Beschaffenheit und physiologischen Funktion der einzelnen Darmteile übergehen, haben wir mit der Mundhöhle zu beginnen. Nach dem vorausgeschickten Kapitel über die Morphologie der Mundgliedmaßen können wir uns kurz fassen.

Die Verhältnisse bei Psychoda bieten insofern eine Abweichung vom Dipterenschema als hier nicht die Unterlippe als Tasche für die übrigen Mundteile dient, wie wir es z. B. bei Culex, Bombylius, Musca finden, sondern das Oberlippe, Maxillen und Unterlippe in gleicher Weise an der Bildung der Mundhöhle beteiligt sind. Eine ähnliche Erscheinung findet sich — wenn auch in weit komplizierterer Weise — bei Eristalis nach Dimmock, von dem ich zum Vergleiche die Zeichnung eines Querschnittes durch den vorderen Teil des Rüssels von Eristalis und Culex entnehme (Textfig. 8 und 9).



Textfig. 8. Querschnitt durch den vorderen Teil der Proboscis von Eristalis horticola. Entnommen aus Dimmock l. c. Plate III, 1, β.



Textfig. 9. Querschnitt nahe der Mitte der Proboscis von Culex rufus (fem.). Entnommen aus Dinmock l. c. Plate I, 8.

Der Rüssel oder Mund kommt bei Psychoda auf folgende Art zustande: Das Labrum bildet das Dach, das Labium die

untere Begrenzung der Mundhöhle. Der seitliche Verschluß wird durch die Maxillen hergestellt, deren reiche, fast durchweg auf der Innenseite vorhandene Borstenbekleidung zusammen mit den am Rande von Ober- und Unterlippe sitzenden Haaren etwa vorhandene Lücken verschließt. Da Ober- und Unterlippe auf der oralen Seite konkav sind, kommt im Innern ein Lumen zustande, das jedoch im unteren Teile ganz vom Hypopharynx ausgefüllt wird. Vielleicht deuten die fingerförmigen oder lappenähnlichen Fortsätze der Unterlippe noch auf die Tendenz derselben hin, die übrigen Mundteile zu umhüllen; denn DELL schreibt, daß sie im lebenden Zustande meist so eingerollt sind, als ob sie versuchen wollten, die Maxillen einzuschließen.

Die Anwendung und Aufgabe der einzelnen, die Mundhöhle bildenden Teile kann ich hier übergehen, da sie trotz ihrer morphologischen Abweichungen vom allgemeinen Typus doch in physiologischer Beziehung dieselben sind wie bei den übrigen Dipteren.

Der Pharynx, der die Fortsetzung der Mundhöhle bildet, setzt sich mit dem dorsalen Teile seiner Wand an das Labrum, ventral an den Hypopharynx an. Es findet ein unmittelbarer Übergang des Rüssels in den von Becher „Schlundgerüst" genannten Teil des Darmes statt. Eine als „Schlundbügel" bezeichnete dorsale und ventrale quere Falte vor dem Eingang zum Pharynx, wie er z. B. für Dytiscus beschrieben wird, und der eine scharfe Grenze zwischen den beiden Darmteilen bilden könnte, fehlt vollständig. Er soll ja auch bei Insekten „nur eine beschränkte Verbreitung" besitzen (RUNGIUS l. c. p. 13). Wir können demnach als vordere Grenze des Pharynx nur das Ende der Mundhöhle angeben, und dieses ist bestimmt durch die Ansatzstelle der Mundgliedmaßen (speziell von Labrum und Hypopharynx) am Kopfe.

Doch noch größere Schwierigkeiten macht das Festlegen der hinteren Pharynxgrenze, zumal keine für alle Fälle gültige Definition dieses Darmteiles vorliegt. Um die von mir bei Psychoda angewandte Bezeichnung der Abschnitte des Vorderdarmes zu rechtfertigen, sehe ich mich genötigt, die wichtigsten Definitionen, die ich in der Literatur von dem Pharynx der Insekten gefunden habe, hier zu besprechen.

Nach PACKARD [1]) ist der Pharynx gleichbedeutend mit der Mundhöhle; denn es heißt (l. c. p. 302): „This (Pharynx) is the beginning of the alimentary tube, passing gradually in the oeso-

1) PACKARD, A. S., Text book of Entomology. London 1898

phagus. It ist bounded above by the clypeus and labrum with the epipharynx, and below by the hypopharynx, or tongue, as well as the labium." Dieser Gleichsetzung von Pharynx und Mundhöhle entsprechen die meisten Definitionen der anderen Autoren. So die von HENNEGUY (l. c. p. 68): „Le pharynx est une région généralement mal délimitée formant le passage de la bouche à l'oesophage." Nach RUNGIUS [1]) sehen DEEGENER und MC. DUNNOUGH die hintere Grenze des Pharynx in dem Schlundnervenring. Da RUNGIUS aber selbst in seiner Abhandlung über Dytiscus marginalis den Vorderdarm als Pharynx die Schlundkommissur durchziehen läßt und die Stelle des Durchtrittes als Grenze zwischen Pharynx anterior und posterior bezeichnet, kann diese Definition auch keine allgemeine Gültigkeit haben. Wollte man die Pharynxgröße bestimmen auf Grund der Stelle bei BURGESS [2]), „that the pharynx in insects should be defined as the muscular portion of the alimentary canal between the mouth and the oesophagus, which is hung in the cranium by special suspensory muscles", so müßte man auch den auf p. 171 als Ösophagus bezeichneten Teil des Darmes mit zum Pharynx rechnen, da dieser auch durch Dilatatoren mit dem Cranium verbunden ist, und der Ösophagus fehlte dann vollständig.

Es findet sich nun in dem Lumen des Vorderdarmes, und zwar an der Stelle, wo die auf p. 171 beschriebene Umbiegung des Darmrohres stattfindet, ein hauptsächlich ventral ausgebildeter Chitinwulst, der eine Verengerung des Darmlumens bewirkt. Eine ähnliche Erscheinung findet sich bei Culex nach DIMMOCK. Es heißt da (l. c. p. 13): „The channel . . . . . passing in its course a place where its walls approximate dorsally and ventrally". Diese Klappe („valve") bezeichnet DIMMOCK als Grenze zwischen Pharynx und Ösophagus: „I term the portion of the tube, which is between the mouth and this valve, the pharynx; posterior to this valve, oesophagus." Diese Definition erschien mir am geeignetsten zur Bestimmung jener Darmteile bei Psychoda. Deshalb habe ich den Abschnitt vor der Klappe als Pharynx, hinter derselben — die Verbindung von Pharynx und Kropf — als Ösophagus bezeichnet. Diese Benennung stimmt auch dann mit der Definition überein, die HENNEGUY vom Ösophagus gibt; es heißt da (l. c. p. 68):

---

1) RUNGIUS, l. c. p. 13 und Literaturverzeichnis auf p. 107.

2) BURGESS, E., The structures of the mouth in the larva of Dytiscus. Proc. Boston Soc. Nat. Hist. 1882, Vol. XXI.

„L'oesophage, entouré par le collier nerveux oesophagien, . . . a un trajet rectiligne.“

Die histologische Struktur des Pharynx ist schwer zu bestimmen. Auf Quer- und Längsschnitten konnte ich in den allermeisten Fällen bloß Chitinwände bemerken, die auf der Innenseite keinerlei Borstenbekleidung zeigten, und nur äußerst selten war es mir möglich, eine epithelähnliche Zellschicht festzustellen, die diese Chitinintima — wenigstens stellenweise — umgab. Da ja selbst bei großen Insekten (z. B. Dytiscus) in der „Schleimschicht“ des Vorderdarmes das Epithel der Cuticula (Intima) gegenüber so stark rückgebildet sein kann, daß es schwer nachweisbar ist, so wird daraus wohl die Tatsache verständlich, daß es bei diesen kleinen Formen vollständig reduziert erscheinen kann.

Dasselbe gilt bei Psychoda auch von der Muskelschicht des Pharynx. Eine typisch ausgebildete Ringmuskulatur fehlt, jedoch lassen sich in den meisten Fällen einzelne äußerst feine und dünne Muskeln feststellen, die den Pharynx ringförmig umgeben und die als Musculi compressores pharyngis durch ihre Kontraktion eine Verengerung des Darmlumens bewirken.

Diese Ringmuskulatur ebenso wie die Reste des Epithels der Schleimschicht, konnten nur mit den stärksten Vergrößerungen[1]) nachgewiesen werden. Es erscheint deshalb der Pharynx im allgemeinen, d. h. bei Anwendung weniger starker Vergrößerungen, als einfache, stark chitinisierte Röhre, wie er denn auch für verschiedene Insekten von mehreren Autoren beschrieben worden ist, „qui n'ont vu que la couche chitineuse“ (Henneguy l. c. p. 72).

Der Pharynx ist durch fünf einzelne Muskeln im Kopfe befestigt. Es sind dies die Musculi dilatatores pharyngis, die alle am Pharynx dorsal angreifen und von der Innenseite des über diesem Darmteil gelegenen Clypeus entspringen Sie verlaufen ungefähr parallel zueinander und stehen ziemlich senkrecht, sowohl zum Pharynx als auch zu der Kopfwand, der sie ansitzen. Die vier ersten sind meist untereinander gleich groß, der letzte, der der Mündung des Ösophagus gegenüber am Pharynx ansitzt, ist gewöhnlich etwas stärker entwickelt (Textfig. 1 *dph*). Diese Muskeln sind die Antagonisten der Musculi compressores pharyngis. Es sind Dilatatoren, die die Aufgabe haben, den von den Kompressoren verengten Pharynx zu erweitern.

1) Leitz: Ölimm. 2 mm. Apochr., Apert.: 1,32. Comp.-Okul. 12 und 18.

Auf der ventralen Seite des Pharynx angreifende Muskeln fehlen.

Wir wollen im Anschluß an die Pharynxmuskulatur die des Ösophagus besprechen.

Dieser Darmteil ist durch drei Muskelzüge mit der inneren Kropfwand verbunden. Es sind ebenfalls Dilatatoren; sie werden von den Autoren, die diesen Abschnitt des Vorderdarmes auch noch als Pharynx bezeichnen, mit zu der oben besprochenen Pharynxmuskulatur gerechnet. Wir wollen sie Musculi dilatatores oesophagi nennen.

Der erste der drei Muskeln, der M. dilatator oesophagi anterioris, verbindet die am weitesten ventralwärts gelegene Stelle der dorsalen Seite des Ösophagus mit der unterhalb des Auges gelegenen Schädelwand. Er greift genau der Mündung des Pharynx gegenüber an und ist ein ziemlich starker Muskel, der mit breiter Basis am Ösophagus ansitzt, und der mit einigen Fasern schon zwischen Darm und Ganglion supra-oesophageum verläuft (Textfig. 1 *doea*).

Die beiden anderen Muskeln entspringen im Kopfe auf beiden Seiten des Foramen occipitale. Sie verbinden diese Stellen mit dem zwischen den beiden Ganglien gelegenen Teile des Ösophagus (Textfig. 1 *doep*). Sie sind als Musculi dilatatores oesophagi posterioris dorsalis respektive ventralis wohl eindeutig bestimmt. Jeder von ihnen verläuft und inseriert meist in zwei getrennten Muskelzügen, so daß sich auf Querschnitten durch die Schlundkommissur ein Bild ergibt, wie es Textfig. 3 veranschaulichen soll.

Was den feineren Bau des Ösophagus selbst anbetrifft, so zeigten sich in der Hauptsache dieselben Erscheinungen wie sie bei dem Pharynx besprochen worden sind. Die vier Hauptteile, die man im allgemeinen bei Insekten an der Wand des Vorderdarmes unterscheidet, nämlich Intima, Epithel, Basalmembran und Muskularis, ließen sich gleichzeitig an keiner Stelle nachweisen. Überhaupt macht der Ösophagus ebenso wie der Pharynx gar nicht den Eindruck eines kompakten Darmkanales, sondern vielmehr den einer stark chitinisierten Röhre, die eingebettet liegt in Fettgewebe, das gerade an dieser Stelle die absonderlichsten Formen annehmen kann und manchmal aus Zellkomplexen besteht, die mit feinen Fäden dem Darme anhängen.

Die Chitinintima läßt auf den meisten Querschnitten deutlich zwei Schichten erkennen: 1. ein nach innen zu liegendes, homo-

genes, breites Band, das bei Hämatoxylin-Eosinbehandlung hellgelb gefärbt erscheint, und 2. nach außen zu einen tiefbraun gefärbten schmalen Streifen, der sich meist deutlich gegen die Innenschicht abhebt. Wir können nach BERLESE[1]) die erste als „Epidermis", die zweite als „Derma" bezeichnen.

Von einem Epithel, das ja mit der Intima in genetischem Zusammenhang stehen muß, konnte nichts mehr bemerkt werden. Es ist wohl — wie dies auch von KRÜGER[2]) für Claviger angegeben wird — vom Körper resorbiert worden, da es nach Ausscheidung der Chitincuticula funktionslos geworden ist.

Von einer Membrana propria oder Basalmembran, die selbst bei Dytiscus nur von der Stärke einer verdickten Zellwand sein soll, war bei diesen kleinen Objekten natürlich nichts zu sehen.

Die Muskularis kommt am Ösophagus als einheitlicher und überall gleich ausgebildeter Überzug des Darmrohres nicht vor. Sie besteht — insofern man dann überhaupt noch von einer Muskelschicht reden kann — sowohl in der äußeren Ring- wie in der inneren Längsmuskellage aus einzelnen Muskelfasern, die den Zusammenhang miteinander vorloren haben.

Die physiologische Funktion von Pharynx und Ösophagus ist bekannt. Die diesen Darmteilen ansitzenden Muskeln haben die Aufgabe, durch sukzessive Kontraktion und Erweiterung des Darmlumens die Saug- und Schluckbewegungen auszuführen.

Die histologische Beschaffenheit des Kropfes, dieses nächsten Darmteiles, unterscheidet sich wesentlich von der des Ösophagus und des Pharynx, und wäre nicht die Zugehörigkeit der Ingluvies zum Vorderdarm vergleichend-anatomisch hinreichend bewiesen, so könnte man geneigt sein, bei Psychoda den Kropf auf Grund seines histolgischen Baues zum Mitteldarm rechnen zu wollen.

Die Chitinintima hört an der Stelle des Übergangs von Ösophagus zu Kropf so gut wie ganz auf. Es bleibt höchstens ein äußerst dünner Überzug des Epithels — etwa von der Stärke einer dickeren Zellmembran — erhalten, aber selbst diesen konnte ich nur auf einigen wenigen Schnitten feststellen.

Um so besser sind die beiden anderen Schichten, das innere Epithel und die darum liegende Muskularis ausgebildet. Beide

1) BERLESE, A., Gli insetti. Volume primo. Milano 1909.

2) KRÜGER, E., Beiträge zur Anatomie und Biologie des Claviger testaceus Preyssl. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1910, Bd. XCV.

beginnen an der Stelle des Vorderdarmes, wo die Chitinauskleidung ihr Ende erreicht.

Das Epithel (tunique muqueuse, Henn.) bildet eine Reihe tiefer, in das Innere weit hineinragender Einstülpungen, so daß hauptsächlich im proximalen Teile der Ingluvies das Lumen äußerst gering ist. Gewöhnlich lassen sich — wie dies im allgemeinen bei Insekten der Fall ist — acht Falten nachweisen: vier große, die mit vier kleinen abwechseln. Deutliche Grenzen sind zwischen den einzelnen Zellen nicht vorhanden, man sieht große polyedrische Kerne in einer feinkörnigen Protoplasmaschicht, die im ganzen Aussehen, ebenso wie in der violetten Farbe, die sie bei Hämatoxylin-Eosinbehandlung annimmt, stark an das später zu beschreibende Epithel des Mitteldarmes erinnert.

Die Muskularis besteht aus starken Ring- und Längsmuskelfasern, von denen im allgemeinen diese nach innen und jene nach außen zu liegen kommen. Aber solch eine regelmäßige und getrennte Lage für Ring- und Längsmuskeln, wie sie für andere Insekten angegeben wird, ist nirgends zu beobachten. Oft scheinen beide Arten — nicht nur die inneren Längsmuskeln — die Einfaltungen der Kropfwand mitzumachen, da auf manchen Querschnitten auch die Muskularis eingebuchtet erscheint.

Von einer Membrana propria konnte auch an diesem Darmteile nichts nachgewiesen werden.

Nach dem distalen Ende zu nimmt die histologische Differenzierung der Kropfwand immer mehr ab. Es treten ähnliche Erscheinungen auf, wie wir sie beim Ileum und Rektum wiederfinden und die wir an dieser Stelle näher zu betrachten haben werden.

In physiologischer Hinsicht dient der Kropf nach Ansicht der neueren Autoren (Graber u. a.) als Nahrungsspeicher und nicht als sog. Saugmagen (estomac suceur). Vielleicht fällt ihm auch die Aufgabe einer vorbereitenden Verdauung der Nahrung zu, ehe diese in den eigentlich verdauenden Abschnitt, den Mitteldarm, gelangt. Wenigstens gleicht bei Psychoda, hauptsächlich im vorderen Teile, die innere Wand des Kropfes so sehr der entsprechenden Schicht des Mitteldarmes, daß man auch ihr eine verdauende und resorbierende Aufgabe zuschreiben muß, zumal sich in ihr neben den oben erwähnten Kernen Sekrete finden, die doch sehr stark auf eine solche Tätigkeit schließen lassen.

Die Bezeichnung „Ösophagusstiel“ wurde von DEEGENER 1904 in die Literatur eingeführt, und nach RUNGIUS soll dieser Ösophagusstiel „ein, wie es scheint den Dytisciden eigentümliches Organ sein“ (RUNGIUS, l. c. p. 5). Es handelt sich in unserem Falle um die Verbindung von Kropf und Mitteldarm, wie sie auf p. 173 beschrieben worden ist.

Die Histologie dieses Darmteiles ist im wesentlichen dieselbe wie die des Kropfes. Es ist ebenfalls ein kernreiches inneres Epithel mit undeutlichen Zellgrenzen und eine äußere Muskularis vorhanden. Es sind aber nur noch vier deutliche Wülste festzustellen, die tief in das innere hineinragen. Epithel und Muskelschicht haben an ihrer Bildung gleichen Anteil. Einen genauen Aufbau der Muskularis konnte ich — der geringen Größe des Querschnittes halber — nicht mit absoluter Sicherheit feststellen. Es macht aber den Eindruck als ob keine regelmäßige Lage der einzelnen Muskeln zueinander vorhanden sei, vielmehr scheinen besonders die Längsmuskeln „kreuz und quer durcheinander“ zu ziehen wie dies auch von RUNGIUS für Dytiscus beschrieben wird (RUNGIUS, l. c. p. 37).

Das Ende des Ösophagusstiels und somit das Ende des gesamten Vorderdarmes wird durch die Valvula cardiaca gebildet, eine besonders starke Anschwellung der Muskulatur, die einen vollständigen Verschluß des Vorderdarmes gegen den folgenden Darmteil ermöglicht. Auf Querschnitten durch diesen Teil ergeben sich kreisrunde Bilder. Einstülpungen in das Innere fehlen demnach.

Über die Bezeichnung des ganzen Darmabschnittes herrscht bei den verschiedenen Autoren keine Übereinstimmung. Nach WEISMANN und KOWALEWSKY wäre der ganze Abschnitt und nicht nur das Ende desselben, Valvula cardiaca zu nennen. Nach ANTON SCHNEIDER handelt es sich um den sog. „Rüssel“, und dieser Ausdruck findet sich auch bei HENNEGUY wieder, der von einer „trompe“ redet. Ich habe mich mit der Benennung an die „Marburger Schule“ angeschlossen, da die Dytiscusarbeiten vorläufig grundlegend für Untersuchungen des Insektenkörpers sein werden. Jede andere Benennung ließe sich jedoch ebensogut rechtfertigen.

Eine Trichterbildung (entonnoir, HENN.), d. h. eine Verlängerung der Chitinintima des Vorderdarmes in den Mitteldarm hinein, fehlt natürlich, da die Chitinauskleidung schon an der Übergangsstelle des Ösophagus zur Ingluvies ihr Ende erreicht.

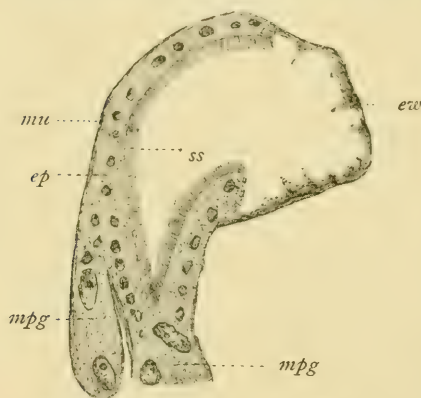
Die physiologische Funktion des Ösophagusstieles ist dieselbe wie sie bereits für das Endteil dieses Darmabschnittes, die Valvula cardiaca, angegeben worden ist. Durch Kontraktion der Muskularis wird die Verbindung von Vorder- und Mitteldarm aufgehoben. Da das auskleidende Epithel dasselbe ist wie im Kropf, so gilt wohl in bezug auf die verdauende Tätigkeit dieses Abschnittes auch das, was wir von der Ingluvies gesagt haben.



Textfig. 10. Mitteldarmwand.

Am Mitteldarm von Psychoda lassen sich ein Epithel und eine nach außen liegende Muskularis unterscheiden.

Eine zwischen den beiden Schichten liegende Basalmembran (Stütz- oder Grenzlamelle) konnte auch an diesem Darmteil nicht festgestellt werden. Da sie nach Deegener bei der Metamorphose verloren gehen soll, ist anzunehmen, daß sie bei Psychoda im Imagodarm nicht wieder neu gebildet wird. Auch eine speziell für diesen Zweck vorgenommene Färbung mit dem van Gieson-schen Gemisch (Pikrinsäure- und Säurefuchsinlösung in 60 % Alkohol), die bei Dytiscus selbst die Struktur der Basalmembran deutlich erkennen lassen soll, führte zu keinem positiven Ergebnis.



Textfig. 11. Übergang vom Mitteldarm zum Enddarm an der Stelle der Einmündung der Malpighischen Gefäße.

Eine den Mitteldarm außen umhüllende Schicht (tunique conjonctive) fehlt ebenfalls und scheint „nach Rengel am Mitteldarm der Insekten überhaupt sehr selten vorzukommen“ (Rungius, l. c. p. 63).

Eine genaue Auskunft über die Struktur der einzelnen Schichten würde nur auf Grund entwicklungsgeschichtlicher Studien zu geben

sein. Wir müssen uns also hier mit den Tatsachen begnügen, die eine Untersuchung des Imagodarmes allein ergibt.

Das Epithel dieses Darmteiles macht ganz den Eindruck eines Syncytiums. In einer violett gefärbten, grobkörnigen Protoplasmamasse, die ungefähr ein Drittel der Breite der ganzen Darmwand einnimmt, liegen in dem der Muskularis zugekehrten Teile große, ellipsoidförmige Kerne, die auf Längsschnitten eine dem Verlaufe des Darmteiles parallele Linie bilden, auf Querschnitten jedoch infolge der Einstülpungen und Falten des Darmes unregelmäßig angeordnet erscheinen. Ob in der Tat keine Zellgrenzen vorhanden sind, will ich nicht mit Bestimmtheit behaupten. Vielleicht ist ihr anscheinend gänzlicher Schwund auf die Konservierung zurückzuführen. Auffallend ist jedoch, daß nur einige wenige Autoren tatsächlich bestimmt abgegrenzte Zellen in diesem Gebiete gesehen haben wollen.

Die physiologische Bedeutung des Mitteldarmepithels beruht auf seiner sekretorischen und resorbierenden Tätigkeit. Hierfür sprechen auch zahlreiche Sekrettröpfchen, die in Form von kleinen Vakuolen in der Schicht zu beobachten sind.

Das Epithel wird gegen das Darmlumen hin von einem hohen Stäbchensaume begrenzt. Dieser erreicht oft dieselbe Höhe wie das Epithel und hebt sich mit seiner rosa Farbe (Hämatoxylin-Eosinbehandlung) deutlich gegen das Darmlumen wie gegen die violett gefärbt erscheinenden Epithelzellen ab. Meistens sind die einzelnen dünnen Fäden deutlich zu sehen, manchmal erscheint der Saum aber auch als homogene feinkörnige Protoplasmaschicht, in der keine Grenzen zwischen den einzelnen Stäbchen wahrzunehmen sind.

Der Stäbchensaum, der wohl als „eine regelmäßige, für den Mitteldarm aller Insekten charakteristische Bildung“ [1]) angesehen werden darf, fällt bei Psychoda durch seine außerordentliche Höhe auf, eine Tatsache, die mich zuerst veranlaßte, den Stäbchensaum als das Epithel selbst, die darunter liegende Zellschicht als Regenerationsschicht, als ein den „Epithelmutterzellen“ (Frenzel), respektive den Crypten analoges Gebilde hinzustellen. Es würde sich aber dann um ein doppeltes Epithel der Mitteldarmwand handeln, und da dies bisher bei Insekten nirgends beobachtet worden ist — sich außerdem in der innersten Schicht niemals

1) Rungius, l. c. p. 68.

Kerne vorgefunden haben — erscheint mir die gegebene Erklärung als Stäbchensaum richtiger.

Die Bedeutung des Stäbchensaumes ist heute noch nicht endgültig erwiesen; vielleicht handelt es sich um eine Schutzvorrichtung gegen mechanische Verletzungen der Epithelzellen (Frenzel).

Die Muskularis hebt sich mit der typisch roten Farbe, die die Muskulatur bei Eosinbehandlung annimmt, deutlich gegen das Epithel ab. Sie ist ebenso breit wie dieses und zeigt — im Vergleich mit Vorder- und Enddarm — an diesem Teile die beste Entwicklung. Sie umschließt aber auch hier den Darm nicht so vollständig und dicht, daß dieser nach außen hin überall einen gleichmäßig runden Eindruck machte. Die Muskularis beteiligt sich ebenfalls an allen Einfaltungen des Mitteldarmes und im allgemeinen scheint die innere Ringmuskulatur weniger gut ausgebildet zu sein als die äußeren Längsmuskeln. Soviel ich bei der Kleinheit der Objekte beobachten konnte, handelt es sich um glatte Muskelfasern (nicht quergestreifte), aus denen je auch bei den meisten Insekten (Ausnahmen: Dytiscus [Rungius] und Cybister [Deegener]) die Mitteldarmmuskulatur zusammengesetzt sein soll.

Eine bei vielen Insekten am Ende des Mitteldarmes vorhandene Anschwellung der Muskulatur und die dadurch bedingte Erscheinung eines Ringwulstes, der in das Innere des Darmlumens vorspringt, fehlt bei Psychoda. Der Mitteldarm geht ohne Bildung einer solchen Valvula pylorica, die allerdings bei Insekten sonst allgemein verbreitet ist, in den Enddarm über.

Für den imaginalen Enddarm trifft das zu, was wir im Eingange dieses Teiles aus Dell zitiert haben: hier handelt es sich allerdings im höchsten Grade um einen „reduced alimentary canal“.

Am Ileum ist diese Reduktion am weitesten fortgeschritten. Eine Unterscheidung von Pylorusabschnitt und eigentlichem Dünndarm wird ebenso unmöglich wie eine genaue histologische Beschreibung der Darmwand überhaupt. Es ist immer nur eine einfache äußerst dünne Wand zu beobachten, die das Darmlumen begrenzt. Eine bestimmte Struktur oder gar einzelne Gewebszellen sind daran nicht festzustellen. Nach außen hin macht diese Darmwand einen gleichmäßig glatten Eindruck, nach dem Darmlumen zu sind stets dünne, zottenähnliche Fortsätze vorhanden (vgl. Textfig. 11).

Der Übergang von der differenzierten Mitteldarmbekleidung zu dieser Ileumwandung erfolgt unvermittelt, und zwar bildet diese eine Fortsetzung der Muskularis des Mitteldarmes. Intima und Epithel scheinen deshalb am stärksten reduziert zu sein, und vielleicht lassen nur noch die zottenähnlichen Fortsätze auf ihr früheres Vorhandensein schließen.

Da es sich nicht, wie beim Vorderdarm, um eine Chitinauskleidung handelt, so ist das vorhandene Rudiment der Darmwand wohl als muskulöse Bildung anzusehen, wenn es sich auch durch seine blaßviolette Färbung (Hämatoxylin-Eosin) von der roten Mitteldarmmuskularis deutlich unterscheidet.

Gerade in diesem Darmteil habe ich noch häufig Partikelchen (vielleicht Nahrungsreste) angetroffen. Eine resorbierende Funktion einer solchen Darmwand ist aber ausgeschlossen und es wird ja auch nach Ansicht vieler Autoren (Biedermann[1]), Schimmer u. a.) eine solche Tätigkeit dem Enddarm überhaupt abgesprochen. Bei Psychoda kann jedenfalls dem Ileum nur die Beförderung des Darminhaltes vom Mitteldarm in das Rektum zukommen.

Die bei der morphologischen Betrachtung des Darmes beschriebenen beiden Hauptabschnitte des Rektums zeigen auch in histologischer Beziehung große Verschiedenheit.

Der erste, ellipsoidähnliche Teil weist in seiner Wandung dieselbe Struktur auf wie das Ileum und ist rein histologisch von diesem nicht zu unterscheiden. Daß es sich aber bei diesem Darmabschnitt tatsächlich um das Rektum handelt, beweist außer den morphologischen Anhaltspunkten das Vorhandensein der Rektalpapillen. Diese wurden bereits von Dufour bei Psychoda beobachtet. In dessen Beschreibung des Tipulidendarmes heißt es (l. c. p. 214): „Le rectum a quatre boutons charnus oblongs, ils sont presque nuls dans les Psychoda.“ Diese „boutons charnus“ nennt Dufour „Orbicularien“ oder „Conoiden“ und sieht sie „wenigstens bei mehreren Dipteren“ (Pupiparen u. a.) als Muskeln an Ihre physiologische Bedeutung ist auch heute noch nicht endgültig klargestellt, sie ist wohl auch bei den einzelnen Arten verschieden. Manchmal werden sie als umgewandelte Atmungsorgane (Weismann-Musca), manchmal als Drüsen beschrieben, oft scheinen sie muskulöse Bildungen zu sein oder als rudimentäre Organe keine physiologische Funktion mehr auszuüben. In meinen Präparaten

1) Vergl. Rungius, l. c. p. 88 und 106.

zeigen sie sich als längliche, plattenähnliche Gebilde (vgl. Textfig. 4 *rp*), die mit ihrer ganzen Fläche in das Darmlumen hineinragen. Sie unterscheiden sich durch ihre rosa Farbe deutlich von der Darmwand und bilden im übrigen eine gleichmäßige Schicht, die keine bestimmten Zellgrenzen aufweist, in die aber stets einige wenige (meist zwei oder drei) große Kerne mit reichem Chromatingehalt eingelagert sind. Das Ganze erinnert etwas an eine Schicht quergeschnittener, äußerst dünner Muskelfasern, und da weder Tracheenstämme in den Rektalpapillen endigen, noch Drüsenzellen oder deren Sekrete darin zu finden sind, so kann bei Psychoda deren physiologische Funktion — insofern überhaupt noch eine solche vorhanden ist — auch nur in einer Muskelwirkung bestehen.

Der dünne und schlauchförmige Endteil des Rektums zeigt wieder deutliche Differenzierungen der Darmwand. Vor allem ist eine gut ausgebildete Muskularis vorhanden, und zwar fallen die Ringmuskeln desselben durch ihre Stärke besonders auf. Sie haben natürlich die Bedeutung eines Sphinkters. Das auf die Muskelschicht nach innen folgende Epithel ist insofern reduziert, als sich Zellgrenzen nicht mehr und Kerne nur unsicher feststellen lassen. Es hebt sich aber mit violetter Farbe (Hämatoxylin - Eosin) deutlich gegen die rote Muskularis ab. Eine Chitinintama fehlt, wie — merkwürdigerweise! — überhaupt im ganzen Enddarm.



Textfig. 12. Längsschnitt durch den analen Teil des Rektums, die Afterbucht zeigend.

An der Ausmündungsstelle des Rektums findet eine bedeutende Erweiterung des Darmlumens statt. Es kommt zur Bildung einer trichterförmig nach außen mündenden Afterbucht, wie sie Textfig. 12 zeigt, und in der auch deutlich das Ende der von außen eintretenden Chitinwand festzustellen ist.

Der Enddarm ist nirgends durch Muskeln mit der Körperwand verbunden, d. h. Musculi dilatatores recti fehlen bei Psychoda.

In physiologischer Beziehung dient das Rektum in seinem blasenförmigen ersten Teile als Sammelraum für die Exkremente, in seinem Endabschnitte zur Ausleitung derselben.

C. Die Anhänge des Darmes.

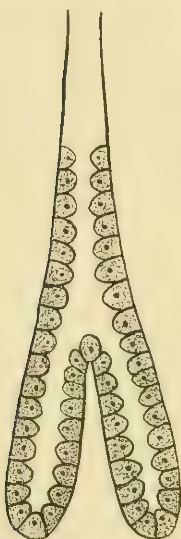
Die Malpighischen Gefäße und Speicheldrüse.

Die Malpighischen Gefäße sind meist schon bei der lebenden Psychoda als helle Linien zu beobachten, die dicht unterhalb der abdominalen Rückendecke verlaufen. Bei Aufhellung der Objekte in Nelkenöl bleiben sie als braune, körnige Fäden erhalten, deren Verlauf und Mündungsstelle sich deutlich feststellen läßt. Diese Exkretionsorgane sind sehr lang und endigen mit ihrem blinden Ende frei im Körper. Sie liegen zwar oft dem Enddarm dicht an, jedoch kann keine direkte Anheftung an denselben vorhanden sein, da bei den einzelnen Tieren — besonders gut läßt sich diese Tatsache an Hand der aufgehellten Totalpräparate beobachten — die Lage dieser Organe stets verschieden ist. Die von Dufour (l. c. p. 213) gemachte Beobachtung, daß „ceux des Psychoda se renflent à leur origine en une sorte de vésicule biliaire ovale ou oblongue“, konnte ich weder bei Psychoda albipennis noch phalenoides bestätigen. Alle vier Malpighischen Gefäße (in Textfig. 1 sind nur zwei gezeichnet) zeigen bei diesen Arten in ihrem ganzen Verlauf stets ungefähr denselben Durchmesser. Sie münden zwischen den letzten Zellen des Mitteldarmes und sind demnach bei Psychoda als Anhänge dieses Darmteiles zu betrachten. Sie treten ohne besonderen Ausführungsgang in den Darm ein, durchbrechen Muskularis und Epithel, und erst analwärts von dieser Eintrittsstelle findet der unvermittelte Übergang in die Enddarmwandung statt (Textfig. 11).

In der histologischen Struktur der Exkretionsorgane stimmt Psychoda mit den anderen Insekten im wesentlichen überein. Außen sind die Malpighischen Gefäße von einer dünnen Tunica umgeben, die keine Unterschiede zwischen peritonealem Außenteil und innerer Tunica propria erkennen läßt, sondern eine gleichmäßige fibrilläre Struktur besitzt. Das Epithel besteht aus einer feinkörnigen, sich mit Hämatoxylin-Eosin rosa färbenden Protoplasmamasse, in der wenige große Kerne liegen, wie sie für die Malpighischen Gefäße typisch sind. Die Kerne sind reich-

lich mit Chromatin angefüllt und lassen auch meist ein polyedrisches nukleolusartiges Körperchen erkennen. In der Plasmamasse zeigen sich stark lichtbrechende Körnchen, die fast immer in den MALPIGHIschen Gefäßen beobachtet werden und wohl als Exkrete aufzufassen sind. Grenzen zwischen den einzelnen Zellen konnte ich nicht beobachten, die ganze Schicht scheint ein Synzytium zu sein, wie es z. B. auch von LÉGER und HAGENMÜLLER[1]) beschrieben wird. Das Lumen ist im proximalen Teile groß und wird nach dem distalen Ende zu kleiner. Es besteht dann oft nur noch aus einem dünnen Kanale, von dem feine Ausläufer in das Epithel hineingehen.

In dem Munde, und zwar in demjenigen Teile, der als Unterlippe beschrieben worden ist, mündet die Speicheldrüse, eine tubulöse Drüse, die aus sezernieren dem Teile und Ausführungsgang besteht. Ein besonderer Sekretbehälter ist nicht vorhanden, da wohl bei der — durch die äußerst kleine Ausdehnung der Drüse bedingten — geringen Produktionsfähigkeit das Sekret in dem Gange selbst aufgespeichert werden kann.



Textfig 13. Schematische Skizze der histologischen Beschaffenheit der Speicheldrüse.

Der sekretorische Teil besteht aus einem 0,04 mm langen Rohre, das sich am blinden Ende meistens in einen ebenso langen doppelten Drüsenschlauch spaltet. Der Ausführungsgang ist 0,050 mm lang, so daß für die Gesamtlänge der Drüse der Durchschnittswert von 0,130 mm angegeben werden kann. Über die allgemeine Lage der Drüse gibt die Übersichtsfigur 1 Auskunft, Textfig. 13 stellt eine schematische Skizze ihrer histologischen Struktur dar. Bei einer näheren Untersuchung derselben ergibt sich, daß die Drüse umkleidet ist von einer strukturlosen Membrana propria, der nach innen zu die polyedrischen, fast kugeligen Zellen aufsitzen. Diese bilden das Epithel der Drüse, das eigentlich sezernierende Element derselben. Die Kerne dieser Zellen sind kugelig, chromatinreich und lassen oft ein nukleolus-

---

1) LÉGER, L. et HAGENMÜLLER, Sur la structure des tubes du Malpighi de quelques Coléopteres ténébrionides. C. R. Soc. Biol. 1899.

artiges Körperchen deutlich erkennen. Auf die sekretorische Tätigkeit der Drüse lassen stark lichtbrechende Pünktchen schließen, die sich bei den stärksten Vergrößerungen in den Zellen nachweisen lassen.

Vergleicht man die Drüse in ihrer geringen Ausdehnung von rund 0,1 mm mit den entsprechenden Gebilden anderer Dipteren, bei denen sich die Kopfdrüse als paariges Organ durch den Thorax hindurch bis an das Abdomen erstrecken kann [z. B. bei Musca domestica nach KNÜPPEL[1])], so ist die Speicheldrüse bei Psychoda (albipennis und phalenoides) wohl als rudimentäres Organ anzusehen.

Es ist deshalb erklärlich, daß DUFOUR die Anwesenheit derselben bei Psychoda als der einzigen Gattung der von ihm untersuchten Dipteren entgangen ist. Er schreibt darüber (l. c. p. 212, 213): „Les dissections les plus attentives ne m'ont pas permis de constater leur existence dans les Psychoda; la petitesse et l'extrême fragilité de ces insectes les auront vraisemblablement dérobées a ma vue".

Da sonst bei allen untersuchten Dipterenarten stets 1 Paar Speicheldrüsen gefunden worden sind, die im Kopfe in einem gemeinsamen Ausführungsgange endigen, so haben wir wohl bei Psychoda in den beiden Endschläuchen der Drüse das Rudiment einer paarigen Anlage zu sehen.

VI. Das Herz.

(Blutgefäßsystem.)

A. Morphologie.

Der Einfluß, den das im Eingange, auf p. 168, besprochene thorakale Endoskelett auf die Lage der inneren Organe ausübt, ist am deutlichsten bei der Morphologie des Herzens festzustellen. Die Lage des Rückengefäßes ist in der aus Textfig. 1 ersichtlichen Schleifenform von dem im allgemeinen bei Arthropoden beobachteten, vollständig geradlinigen Verlaufe durchaus verschieden, und es läßt sich auf Grund der bis jetzt bekannten Insektenanatomien kein analoger Fall angeben. Hinweisen könnte man höchstens auf einzelne Arten, bei denen dieses Organ ebenfalls Abweichungen

1) KNÜPPEL, A., Über Speicheldrüsen von Insekten. Arch. f. Naturgesch. 1887, 52. Jahrg.

von der typischen Lage zeigt. So findet man z. B. ebenfalls eine Schleifenform des Herzers bei Danais archippus nach Burgess[1]. Aber hier kommt die Windung ganz in den Thorax zu liegen und nicht in das Abdomen wie bei Psychoda. Ungefähr an derselben Stelle wie Psychoda — im ersten Abdominalsegmente — zeigt nach Straus-Dürkheim[2] das Herz von Melolontha vulgaris eine starke Ausbuchtung nach unten, jedoch wird in diesem Falle der normale Verlauf in Thorax nicht beeinflußt. Erwähnenswert ist schließlich noch das Herz der Biene, das nach den Untersuchungen von Pissarew[3] „von der Hälfte des zweiten oberen Abdominalringes in gebogener Linie zum Verdauungskanal herabsteigt und sich letzterem von der linken Seite fest anschmiegt, wo es scharfe Biegungen (im Zickzack) mit 18 Schleifen bildet"[4].

Mit der Anlage des Herzens bei Psychoda stimmt keiner der Fälle auch nur annähernd überein. Wir können also vorläufig die Lage des Rückengefäßes als ein die Anatomie von Psychoda speziell charakterisierendes Merkmal hinstellen.

Eine Aorta und ein „eigentlich pulsierender Teil" des Rückengefäßes lassen sich deutlich unterscheiden. Dieser verläuft ganz

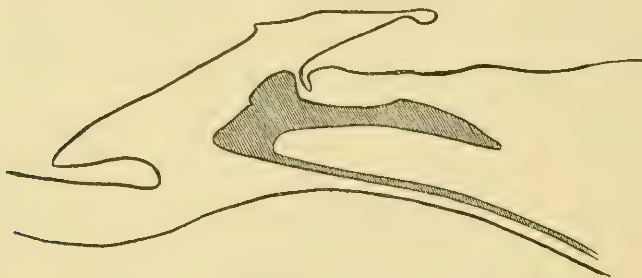


Fig. 14. Übergang von Herz zur Aorta.

im Abdomen, geradlinig und dicht unterhalb der Rückendecke. Im ersten Abdominalsegment, zwischen Tergum und Endoskelett findet die scharfe Umbiegung um 180 Grad und damit der Übergang zur Aorta statt, wie ihn die nach einem Längsschnitte angefertigte Textfig. 14 zeigt.

1) Fig. 90 p. 85, in Henneguy.

2) Straus-Dürkheim, J. H., Considérations générales sur l'anatomie comparée des animaux articulés auxquelles on a joint l'anatomie descriptive du Melolontha vulgaris (Hanneton). Paris 1828.

3) Pissarew, J., Das Herz der Biene (Apis mellifica). Zool. Anz. 1898, Bd. XXI.

4) Zitiert aus: Oberle, E., Das Blutgefäßsystem von Dytiscus marginalis. Inaug.-Diss., Marb. 1912, p. 8.

Die Aorta zieht dann dicht an dem Postscutellum entlang — sie liegt diesem meist so eng an, daß sie nur auf einigen wenigen Präparaten nachgewiesen werden konnte — und dringt an der Stelle, an der der Darm die MALPIGHIschen Gefäße aufnimmt, in den Thorax ein. Sie verläuft darin auf der dorsalen Seite des Darmes zwischen diesem und den beiden Haupttracheenstämmen[1]) (vgl. Textfig. 15) und endigt in dem Foramen occipitale dicht vor dem Gehirn (vgl. Textfig. 16).

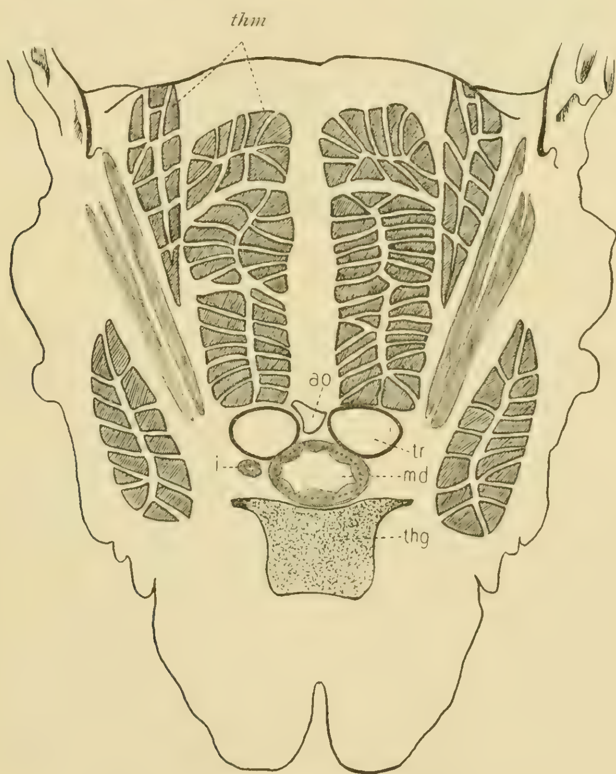


Fig. 15. Querschnitt durch den Thorax.

Sie durchzieht nicht mehr wie bei vielen Arthropoden (z. B. Dytiscus nach OBERLE, Danais nach BURGESS) mit dem Darme die Schlundkommissur, um dann vor der inneren Stirnwand zu endigen, sondern endigt in der angegebenen Weise, was auch z. B. PAWLOWA[2]) für Blatta angibt.

1) Tr. cephalicae superiores.

2) PAWLOWA, M., Über ampullenartige Blutzirkulationsorgane im Kopfe verschiedener Orthopteren. Zool. Anz. 1895, Bd. XVIII.

Das hintere Ende des Herzens ist — wie bei Insekten im allgemeinen — blind geschlossen. Es liegt (vgl. Textfig. 17) im

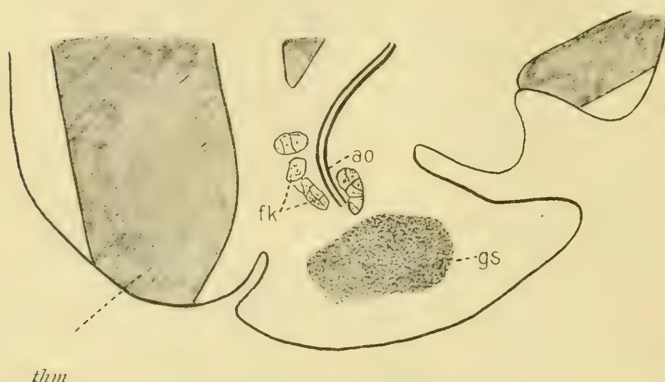


Fig. 16. Das Ende der Aorta.

letzten Segmente hinter der Stelle, an der sich Darm und Receptaculum berühren und bildet den am weitesten ventralwärts gelegenen Punkt des Rückengefäßes: Das Herzende gleicht ungefähr einem abgestumpften Kegel; von besonders ausgebildeten, zur Befestigung an der Körperwand dienenden Muskeln konnte nichts festgetellt werden.



Fig. 17. Das Herzende.

Das Rückengefäß zeigt in seinen weiteren abdominalen Verlaufe eine Gliederung in sechs Kammern, die sich auf die acht Abdominalsegmente verteilen, wie es Textfig. 1 angibt. Über die Breite des Rückengefäßes — durchschnittlich 0,03—0,04 mm — im Verhältnis zur Körpergröße soll Textfig. 18 Aufschluß geben, die nach einem Längsschnitte durch das Abdomen angefertigt ist.

Interventrikularklappen zwischen den einzelnen Herzkammern fehlen bei Psychoda. Die Herzwand kann an diesen Stellen so sehr kontrahiert werden, daß allein dadurch ein Rückströmen des Blutes verhindert wird.

In jedem Segmente sind seitlich, etwas mehr nach der Rückendecke zu, zwei Spaltöffnungen oder Ostien vorhanden, durch die das Blut in das Herz eintritt. Psychoda besitzt demnach sechs Paare von Ostien. Da nur zwei Stigmenpaare vorhanden sind, stimmt in diesem Falle die BELA-DEZSösche[1]) Regel nicht, nach der die Anzahl der Ostien und Stigmen dieselbe sein soll. In Textfig. 18 sind die gerade auf dem Schnitte getroffenen Ostien durch Pfeile gekennzeichnet.

Die Fortsetzung des Rückengefäßes, die Aorta, zeigt in ihrem oben beschriebenen Verlaufe überall die gleiche Stärke, etwa 0,01 mm. Von einer Einteilung in Kammern, wie es MIALL und DENNY[2]) bei

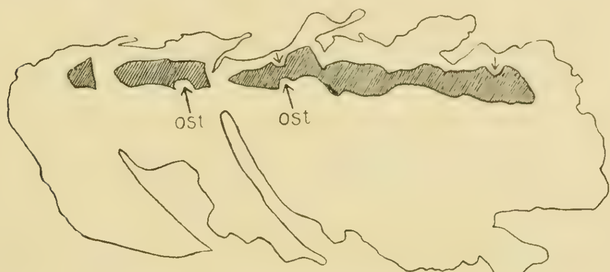


Fig. 18. Herz mit einzelnen Ostien.

Periplaneta auch für diesen Teil des Herzens beschreiben, konnte bei der außerordentlichen Kleinheit des Objektes nichts wahrgenommen werden. Das Aortenende ist natürlich offen.

Von einer trichterförmigen Erweiterung, wie z. B. bei Blatta, ist nichts zu bemerken. Über den Endpunkt der Aorta und dessen Lage zu dem Gehirn soll Textfig. 16 Auskunft geben.

Typisch ausgebildete „Flügelmuskeln“, die das Herz mit den seitlichen Teilen der Rückenschilder verbinden und nach GRABER[3]) in ihrer Gesamtheit eine Art Diaphragma bilden, sind nicht vorhanden. In dieser Hinsicht ähnelt Psychoda den Libellen, bei

1) BELA-DESZÖ, Über den Zusammenhang des Kreislaufs und der respiratorischen Organe bei Anthropoden. Zool. Anz. 1878, Bd. I.

2) MIALL, L. C. and DENNY, The structure and life history of the Cockroach. London 1886.

3) GRABER, V., Vorläufiger Bericht über den propulsatorischen Apparat der Insekten. Sitzb. d. K. Akad. d. Wiss. Wien 1872, Bd. LXV. — Ders., Über den propulsatorischen Apparat der Insekten. Arch. f. mikr. Anat. 1873, Bd. IX. — Ders., Über den pulsierenden Bauchsinus der Insekten. Arch. f. mikr. Anat. 1876, Bd. XII.

denen nach Burmeister[1]) diese Muskeln ebenfalls ganz fehlen sollen, während bei fast allen anderen untersuchten Formen mindestens zwei, meistens mehrere Paare davon gefunden worden sind. Das Herz ist mit einzelnen Muskeln, die ich nach Oberle „Herzsuspensormuskeln" nennen will, befestigt. Es sind dieses äußerst dünne und zarte Muskelfasern, die Herz und innere Körperwand verbinden, zum Teil auch vom Herzen ausgehen und sich in dem angrenzenden Fett- und Bindegewebe verlieren. Wir haben gesehen, daß die Bildung eines eigentlichen Perikardialseptums infolge des Fehlens der Flügelmuskeln nicht zustande kommt, und natürlich ist dann auch von einem der dorsalen Kammer entsprechenden ventralen Blutsinus, wie ihn z. B. Graber für Orthopteren beschreibt, nichts zu bemerken. Umgeben ist das Herz von den Malpighischen Gefäßen, feinen Tracheenverästelungen und einigen, mehr vereinzelt auftretenden, ovalen Zellen, die sich von denen des Fettgewebes durch den größeren und dichteren protoplasmatischen Inhalt deutlich unterscheiden und wohl als sog. Perikardialzellen anzusehen sind. Sie unterstützen wahrscheinlich die Malpighischen Gefäße bei ihrer Tätigkeit der Exkretion; eine bestimmte Anordnung dieser Zellen, die eine Größe bis zu 0,035 mm erreichen, konnte nicht festgestellt werden.

B. Histologie.

Die histologische Struktur der Herzwand ist nur an den Stellen mit größerer Sicherheit festzustellen, an denen das Herz im Augenblick der Konservierung kontrahiert gewesen ist. Es zeigen sich dann drei Schichten, von denen die beiden äußeren als schmale Einfassung eines mittleren, hellen Streifens erscheinen. Es handelt sich um Adventitia, Muskularis und Intima, die in dieser Reihenfolge von außen nach innen das Herz einhüllen.

Die Adventitia, die nach Ansicht von Graber und anderen aus einer kernhaltigen Bindegewebsschicht besteht, läßt bei Psychoda von Kernen nichts bemerken. Sie wird aus einer Reihe äußerst dünner Fasern gebildet, die unregelmäßig angeordnet sind und oft mit einem freien Ende als dünne Fädchen von der Herzwand abstehen. Zwischen ihnen treten dann die Suspensormuskeln an die Herzwand, d. h. an die Muskularis derselben heran.

---

1) Burmeister, H., Handb. d. Entomol., Berlin 1832—1847.

An dieser Muskularis oder Media konnte ich von Querstreifungen nichts bemerken, jedoch heben sich deutlich Kerne von der sonst homogenen Grundsubstanz ab.

Die Intima ist nur an sehr kontrahierten Stellen als stark lichtbrechender dünner Streifen zu erkennen.

Den Unterschied zwischen kontrahierter und nicht kontrahierter Herzwand, wie ihn z. B. Oberle für Dytiscus (l. c. p. 40, Texfig. 24 und 25) eingehender bespricht, konnte ich auch in gleicher Weise bei Psychoda feststellen: Bei Kontraktion der Muskularis erscheint die Herzwand relativ dick und eingefaltet, bei Erschlaffung der Muskelschicht ist sie dünn und prall gespannt. Im ersten Falle kommen die Wände der Ostien ins Innere des Herzens zu liegen und bilden einen festen Verschluß gegen die Leibeshöhle. Im zweiten Falle sind die Ostien geöffnet und gewähren dem Blute freien Durchgang.

VII. Die Geschlechtsorgane.

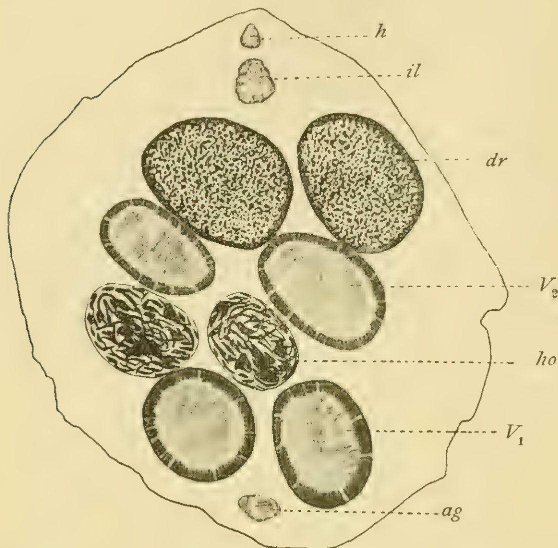
A. Morphologie der männlichen Genitalien.

Für eine Untersuchung der Morphologie der inneren Geschlechtsorgane von Psychoda albipennis bieten sich Anhaltspunkte in dem eingangs erwähnten Werke von Dufour. Dieser Forscher schreibt darüber (l. c. p. 221): „Malgré l'extrême petitesse des Psychoda, j'ai pu constater cet organe de la génération dans l'Ocellaris. Il est d'une grande simplicité, les testicules, ovoïdes, assez gros, presque sessiles, se terminent par une espèce de boutons globuleux ou par une pointe, suivant le degré de leur turgescence séminale; il n'existe pas de conduit déférent. Il y a deux paires de vésicules séminales, l'une centrale, plus grande, cylindroïde, plus longue que la testicule qu'elle reçoit à sa partie postérieure et externe; l'autre comme rudimentaire, oblongue, insérée au-dessous de l'insertion du testicule. Le canal éjaculateur est fort court.“

Diese Beschreibung läßt sich in den wesentlichen Punkten auch bei den Arten albipennis und phalenoides anwenden. Ich habe mich deshalb bei meinen eigenen Untersuchungen darauf beschränken müssen, die Angaben Dufours im einzelnen genauer auszuführen und durch einige Zeichnungen zu erläutern.

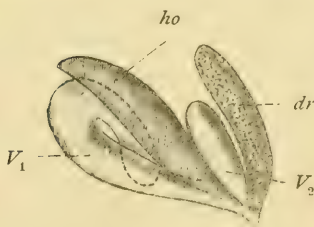
Maße und genauere Größenverhältnisse für die einzelnen Teile der Geschlechtsorgane anzugeben, ist — wie es auch schon

in der oben zitierten Stelle aus DUFOUR enthalten ist — deshalb nicht gut möglich, weil die Organe je nach dem Füllungszustande ihre Gestalt und Ausdehnung ändern.



Textfig. 19. Querschnitt durch das Abdomen einer männlichen Psychoda, die Lage der Geschlechtsorgane zeigend.

Die Hoden erstrecken sich als zwei Schläuche mit überall gleich großem Durchmesser durch das fünfte, sechste und siebente Abdominalsegment, und zwar verlaufen sie vom ventralen Teile des siebenten bis dicht unter das Rückenschild des fünften Segmentes. Auf diese Weise durchziehen sie den Mittelteil des Abdomens in diagonaler Richtung. Textfig. 20, die eine schematische Rekonstruktion des rechten Teiles der männlichen Genitalien darstellt, läßt die natürliche Lage des Hodens erkennen, wenn man sich dicht ober- und unterhalb der Figur Horizontalen als Linien für den Verlauf von Rücken- und Bauchdecke gezogen denkt.

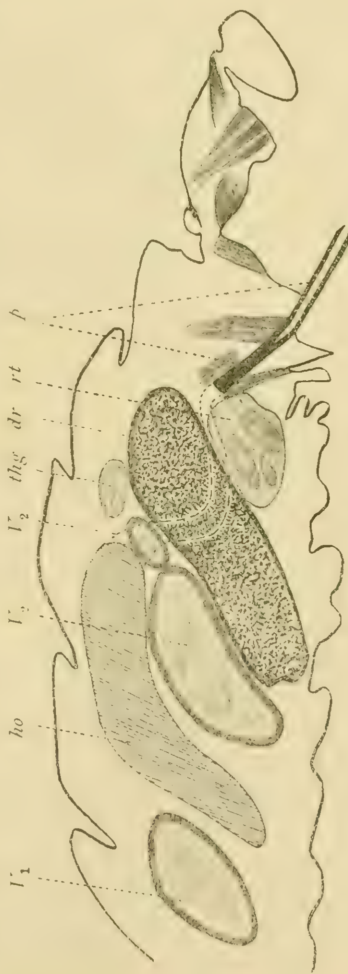


Textfig. 20. Schematische Rekonstruktion der rechten Hälfte der männlichen Gescnlechtsorgane von Psychoda albipennis.

Zu jedem Hoden gehören zwei Samenblasen, von denen die eine, in Textfig. 20 als V_1 bezeichnete, ungefähr doppelt so groß ist als die andere (V_2). Die erste erstreckt sich durch das vierte bis siebente Segment, die zweite meist nur im sechsten und siebenten. In ihrer Gesamtheit bilden die Vesiculae seminales einen Schlauch, der im Körper schleifenförmig angeordnet ist, wie es Textfig. 20

zeigt. Die Samenblasen münden in den nur 0,02—0,03 mm betragenden Ausführungsgang des Hodens. Es sind also — entgegen der Beobachtung Dufours — tatsächlich Vasa deferentia vorhanden, die sich aber ihrer außerordentlich geringen Größe wegen nur auf sehr günstig geführten Schnitten feststellen ließen.

Dicht hinter der Vereinigungsstelle eines jeden Hodens mit den beiden Samenblasen mündet in den Samenleiter auf beiden Seiten eine Drüse, die allerdings von Dufour in der Beschreibung der männlichen Genitalien von Ocellaris nicht erwähnt wird. Die Drüsen liegen analwärts von den übrigen Teilen der Geschlechtsorgane und verlaufen — ungefähr parallel zur Richtung des Hodens — im sechsten und siebenten Abdominalsegment (vgl. Textfig. 21).



Textfig. 21. Sagittalschnitt durch das Abdomen einer männlichen Psychoda, um die Lage des Penis zu zeigen.

Nachdem jeder Samenleiter den Ausführungsgang der Anhangsdrüse aufgenommen hat, stellt ein kurzer Ductus ejaculatorius die Verbindung zum Penis her, der aus einem ausstülpbaren Chitinrohre besteht. Über seine Größe sowie über die Lage der ihm ansitzenden Muskeln gibt Textfig. 21 Auskunft.

Zusammenfassend können wir demnach über die Morphologie der männlichen Genitalorgane von Psychoda sagen:

Man unterscheidet einen rechten und einen linken Hoden. Beide endigen mit einem gemeinsamen Samengange. Jeder Hoden wird umgeben von den beiden Vesiculae seminales, und analwärts von diesen Organen liegen die beiden Anhangsdrüsen.

Diese Lage der Organe ist auch ersichtlich aus Textfig. 19, die einen Querschnitt durch das Abdomen einer männlichen Psychoda darstellt.

B. Morphologie der weiblichen Genitalien.

Verhältnismäßig viel komplizierter als die männlichen Geschlechtsorgane sind die weiblichen Genitalien. Über ihren morphologischen Bau schreibt Dufour (l. c. p. 225): „Les ovaires du Psychoda (trifasciata) sont grands, vu de la taille de l'insecte ovales, obtus, déprimés, garnis dans toute leur périphérie de gaines ovigères uniloculaires, courtes et grosses, pressées en séries longitudinales; (les oeufs sont globuleux et blancs)."

Diese Beschreibung der Ovarien, auf die sich Dufour fast ausschließlich beschränkt, hat auch für Psychoda albipennis und phalenoides Gültigkeit. Die beiden rechts und links im Körper liegenden Eierstöcke füllen das Abdomen ganz aus (vgl. Textfig. 1). Es bleiben nur ein dorsaler Streifen für Darm und Herz und die beiden letzten Segmente teilweise für die Samentaschen und den noch zu besprechenden Ausführungsapparat frei. Diese Verhältnisse werden von Textfig. 1 auf Grund einer schematischen Rekonstruktion wiedergegeben und sind auch in Textfig. 22 zu erkennen, die einen Querschnitt durch das Abdomen eines Weibchens darstellt. Die Anlage der Ovarien entspricht ganz dem Typus der Eierstöcke, wie er bei Dipteren allgemein und vereinzelt auch bei anderen Insektenordnungen, z. B. Coleopteren (Canthariden nach Beauregard[1]) beobachtet wird.

Ganz abweichend vom üblichen Schema sind aber bei Psychoda die übrigen Teile der weiblichen Genitalorgane.

Die Ovidukte, denen die Eiröhren ansitzen, ziehen natürlich gleichfalls durch das ganze Abdomen, und zwar sind sie — wie es Textfig. 22 im Querschnitt zeigt — bei einer Mücke, die die Eier noch nicht abgelegt hat, als seitlich sehr stark zusammengepreßte Röhren zu erkennen. Nach der Eiablage bleiben die Ovidukte natürlich erhalten, schrumpfen aber bedeutend zusammen und lassen entweder als ein großes kugeliges Gebilde keine paarige Anlage mehr erkennen (vgl. Textfig. 23), oder erscheinen als zwei kurze, stumpfe Röhren, wie es Textfig. 24 wiedergibt.

Der gemeinsame Ausführungsgang beider Ovidukte ist äußerst kompliziert gebaut. Er besteht aus einem starken

---

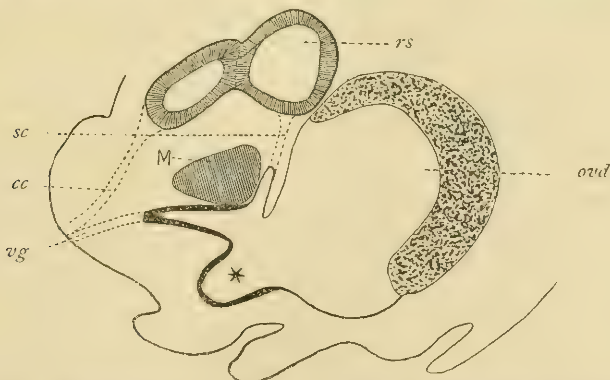
1) Henneguy, l. c. p. 157, Fig. 184.

Chitingerüst, dem innen und außen reiche Muskulatur ansitzt. Es ist mir gelungen, den ganzen Leitungsapparat aus dem Körper



Textfig. 22. Querschnitt durch das Abdomen einer weiblichen Psychoda, die Lage der Geschlechtsorgane zeigend.

herauszupräparieren und ein Totalpräparat davon anzufertigen. Jedoch war ich nicht imstande, das Gebilde zeichnerisch so wiederzugeben, daß sein komplizierter Bau dadurch klar zutage getreten wäre. Ich habe deshab die Figuren 25 bis 27 angefertigt,



Textfig. 23. Sagittalschnitt durch den Leitungsapparat der weiblichen Genitalien. Die mit * bezeichnete Stelle dient zur Aufnahme des zu befruchtenden Eies.

von denen 25 und 27 Frontalschnitte durch den dorsalen respektive ventralen Teil, Figur 26 durch die Mitte dieses Gebildes darstellen.

Alle Chitinstücke sind darin dick schwarz und die Muskelpartien schraffiert gezeichnet.

In den wesentlichsten Teilen besteht der Leitungsapparat aus einer Chitinkugel, die im vorletzten Segmente liegt. Sie ist auf der dorsalen Seite offen und die fehlende Kalotte wird durch Muskulatur ersetzt (vgl. Textfigur 25). Durch diese Einrichtung wird ein Erweitern und Zusammenziehen der Kugel möglich. Die Verbindung der Kugel mit der Außenwelt wird durch ein Chitinrohr hergestellt, dessen Lage Textfig. 25 bis 27 angibt. Im Innern der Kugel finden sich dann noch einzelne Chitinelemente, die die Öffnung nach dem Ovidukte hin umstellen und auf dem durch die Mitte geführte Querschnitte sichtbar sind.



Textfig. 24. Frontalschnitt durch eine weibliche Psychoda nach der Eiablage. Den zusammengeschrumpften Ovidukten sitzen noch vereinzelt Nährzellen der Eiröhren an.

Einen weiteren, mehr sagittal geführten Längsschnitt durch den Leitungsapparat stellt Textfig. 23 dar, und auf Grund dieser Zeichnung dürfte man wohl eher imstande sein, einen Schluß auf den Zweck der ganzen Einrichtung zu ziehen. Die Kugel (in der Textfig. 23 mit * bezeichnet) kommt genau der Mündung des Samenkanals gegenüber zu liegen, dieses „canal seminifère

(HENN.)", der die Verbindung von Ovidukt und Receptaculum herstellt. Es dürfte deshalb wohl zu vermuten sein, daß die Hohlkugel den Zweck hat, ein den Leitungsapparat passierendes Ei an der günstigsten Stelle — d. h. gegenüber der Austrittsstelle der Spermatozoen — so lange festzuhalten, bis die Befruchtung erfolgt ist.

Die Samentasche (Receptaculum seminis) besteht aus zwei Teilen, wie es in der soeben besprochenen Figur auch angedeutet ist. Der eine Teil, der nur einen Anhang des anderen bildet und auch keinen besonderen Kanal nach dem Ovidukt aussendet, ist ungefähr halb so groß wie der andere. Sie verhalten sich in ihrer Größe zueinander wie die beiden Vesiculae seminales des Männchens. Interessant ist nun die Tatsache, daß das Receptaculum mit einem besonderen Kopulationskanale nach außen mündet, wie es Textfig. 1 und 23 zeigen. Einen ähnlichen Fall habe ich bei Dipteren nirgends beschrieben gefunden. Er ist zuerst bei Lepidopteren von BALBIANI [1]) an Bombyx mori beobachtet worden, aber hier besitzt nicht das Receptaculum, sondern die „poche copulatrice" einen eigenen „Kopulationskanal". Da aber bei Psychoda — wie bei allen Dipteren — keine besondere Kopulationstasche vorhanden ist, so sind die hier beschriebenen Verhältnisse nicht ohne weiteres mit den bei einigen Lepidopteren beobachteten zu vergleichen.

C. Histologisches.

Eine erschöpfende histologische Beschreibung der Genitalorgane läßt sich nur auf Grund eines eingehenden Studiums von Oogenese und Spermatogenese geben. Bei vorliegender Arbeit, die sich auf Untersuchungen der Imagines beschränkte, konnte folgendes festgestellt werden.

Die im vorigen Teile erwähnten Eiröhren, die das Ovarium zusammensetzen, lassen drei Teile unterscheiden: Eihülle, Eikammer und Nährfach. Endfäden, mit denen nach KOLBE die Eiröhren „in der Gegend des Rückengefäßes aufgehängt" [2]) sein sollen, konnten nirgends nachgewiesen werden.

Die Membran, die das Eifach umhüllt, ist ziemlich dünn und läßt nicht überall Zellen und Kerne erkennen. Wo diese fest-

---

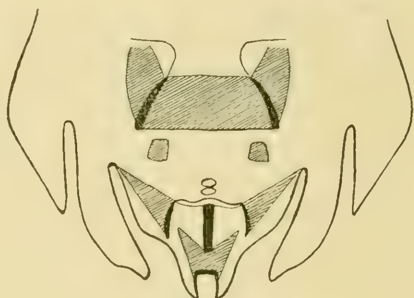
1) BALBIANI, E. G., Sur le mécanisme de la fécondation chez les Lépidopteres. C. R. Acad. de Sc. 1869, T. LXVIII.

2) KOLBE, l. c. p. 633.

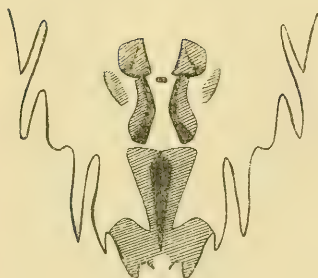
zustellen sind, handelt es sich um den Eifollikel; die übrigen Teile der Membran sind als peritoneale Hülle anzusehen.

Dem Follikelepithel fällt bei den Insekten die Aufgabe der Abscheidung eines Chorions und der Ernährung des Eies zu. Bei der letzteren physiologischen Funktion wird der Eifollikel bei Psychoda — wie überhaupt bei den Dipteren — unterstützt durch das Nährfach. Dieses besteht aus mehreren meist regulär-polyedrischen Zellen, die im optischen Schnitte in Textfig. 22 zu sehen sind. Diese Nährzellen besitzen — wie dies allgemein bei den Insekten der Fall ist — sehr große, manchmal verzweigte Kerne, wodurch

Textfig. 25—27. Längsschnitte durch den Ausleitungsapparat der weiblichen Genitalorgane. Erklärung im Text p. 154 ff.



Textfig. 25.



Textfig. 26.



Textfig. 27.

sie nach Korschelt-Heider[1]) „als sezierende Zellen gekennzeichnet" sind. Den Vorgang der Sekretion selbst, der so verlaufen soll, daß die Nährzellen „kleinste Tröpfchen oder Körnchen an das Ei abgeben, welche dann in Form einer breiten Straße zum Keimbläschen hinziehen und dieses umlagern", konnte ich zwar nicht beobachten, jedoch sprechen die histologische Struktur

1) Korschelt, E. und Heider, K., Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Allgemeiner Teil. Jena 1902. (Beide Zitate p. 360.)

und die Lage der Nährzellen dafür, daß diesen auch bei Psychoda die Aufgabe der Eiernährung hauptsächlich zufällt.

Eine Verschmelzung der Nährzellen mit dem Ei, wie es z. B. PAULCKE für Apis mellifica[1]), WEISMANN für Musciden, KULAGIN[2]) in ähnlicher Weise für die Eibildung einzelner Dipteren angibt, findet bei Psychoda auf jeden Fall nicht statt. Man findet nämlich auch nach der Eiablage das Nährfach als rundliches Gebilde noch an dem Ovidukt sitzen, wie es ja auch im vorigen Abschnitt an Hand von Textfig. 24 besprochen worden ist.

Es handelt sich bei Psychoda um Eiröhren mit einfacher, endständiger Nährkammer. In jeder Röhre wird nur ein Ei ausgebildet, nicht mehrere wie z. B. bei Hemipteren. Bei diesen ist ebenfalls nur eine endständige Nährkammer vorhanden, diese liefert aber bekanntlich Nahrung für eine ganze Reihe von Eiern, die hintereinander in ein und derselben Röhre entstehen.

Ein besonderes Keimepithel fehlt in den Eiröhren von Psychoda; ein solches ist ja auch unnötig, da nach der einmaligen Eiablage die Imago zugrunde geht.

Der Ovidukt besteht histologisch aus einer äußeren Muskularis und einem inneren, relativ hohen Epithel, das Zellgrenzen und Kerne nicht deutlich erkennen läßt. Oft findet man auf der dem Lumen zugekehrten Seite mehr oder weniger stark lichtbrechende kleine Punkte und Körnchen, anscheinend Sekrete, die auf eine Drüsentätigkeit des Epithels schließen lassen.

Die Receptacula der weiblichen Psychoda und die Vesiculae seminales des Männchens sind in ihrem histologischen Bau vollständig gleich. Beide besitzen eine äußere Muskularis und ein inneres — allerdings ziemlich reduziertes — Epithel; auch färben sie sich stets vollkommen gleichartig. Sie sind deshalb wohl als homologe Organe anzusehen.

Das Vorhandensein einer Muskularis läßt darauf schließen, daß es sich bei der weiblichen Psychoda tatsächlich um ein Receptaculum seminis und nicht um eine „poche copulatrice" handelt, denn „la poche copulatrice est dépurvue de tunique musculaire" (HENNEGUY, l. c. p. 167).

---

1) PAULCKE, W., Über die Differenzierung der Zellelemente im Ovarium der Bienenkönigin (Apis mellifica). Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. 1900, Bd. XIV.

2) KULAGIN, N., Der Bau der weiblichen Geschlechtsorgane bei Culex und Anopheles. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1901, Bd. LXIX.

Außer den in den Fußnoten erwähnten Werken haben mir noch vorgelegen:

Balbiani, E. G., Contribution à l'étude de la formation des organes sexuels chez les Insectes. Recueil zool. Suisse 1885, T. II.

Bizzozero, G., Über die schlauchförmigen Drüsen des Magendarmkanals und die Beziehungen ihres Epithels zu dem Oberflächenepithel der Schleimhaut. Arch. f. mikr. Anat. 1893, Bd. LXIV.

Blatter, P., Étude histologique des glandes annexes de l'appareil male de l'Hydrophile. Arch. d'Anat. microsc. 1897, T. I.

Brass, Zur Kenntnis der männlichen Geschlechtsorgane der Dipteren. Zool. Anz. 1892.

Bütschli, O. und Schewiakoff, W., Über den feineren Bau der quergestreiften Muskeln von Arthropoden. Vorläuf. Mitteilungen. Biol. Zentralbl. 1891, Bd. XI.

Chatin, J., Note sur la structure du noyau dans les cellules marginales des tubes de Malpighi chez les Insectes et les Myriapodes. Ann. d. Scienc. natur. Zool. 1882, Sér. 6, T. XIV, Nr. 3.

Dufour, L., Études anatomiques et physiologiques sur les Insectes Dipteres de la famille des Pupipares. Apparail digestif. Appareil respiratoire et génital. Annales d. Scienc. nat. Zool. 1845, Sér. 3, T. III.

Ders., Études anatomiques et physiologiques sur une Mouche. Mém. des Savants étrangers, T. IX. Paris 1846.

Escherich, K., Die biologische Bedeutung der Genitalanhänge der Insekten. Verhandl. d. zool. bot. Ges. Wien 1892.

Faussek, V., Beiträge zur Histologie des Darmkanals der Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XLV. Vorl. Mitteil. im Zool. Anz. 1887, 10. Jahrg.

Frenzel, J., Die Verdauung lebenden Gewebes und die Darmparasiten. Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abt., 1891.

Jaworovski, Über die Entwicklung des Rückengefäßes und speziell der Muskulatur bei Chironomus und einigen anderen Insekten. Sitzungber. d. k. Wissensch. Wien, math.-naturwissensch. Kl., 1879, Bd. LXXX.

Korschelt, E., Zur Frage nach dem Ursprung der verschiedenen Zellelemente der Insektenovarien. Zool. Anz. 1885.

Ders., Über die Entstehung und Bedeutung der verschiedenen Elemente d. Insektenovariums. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1886, Bd. XLIII.

Kowalewsky, A., Ein Beitrag zur Kenntnis der Exkretionsorgane. Biol. Zentralbl. 1889—1890, Bd. IX.

Landois, H., Über die Verbindung der Hoden mit dem Rückengefäß bei den Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1863, Bd. XIII.

Langhoffer, August, Beiträge zur Kenntnis der Mundteile der Dipteren. Jena 1888.

Palmén, J. A., Zur vergleichenden Anatomie der Ausführungsgänge d. Sexualorgane b. d. Insekten. Morph. Jahrb. 1883, Bd. IV.

Poletajewa, Du coeur des Insectes. Zool. Anz. 1886, 9. Jahrg.

Wielowiejski, H. v., Zur Morphologie des Insektenovariums. Zool. Anz. 1886, 9. Jahrg.

Nicht einsehen konnte ich (da auf den Bibliotheken von Münster, Berlin, Göttingen nicht vorhanden):

Hasemann, L., A monograph of the North American Psychodidae. Trans. Amer. Ent. Soc. 33, Philadelphia.

Swezey, O. H., Observations of the life-history of Psychodidae or moth-flies. Proc. of the Hawaii entomol. Society 1, Honolulu.

Erklärung der Abkürzungen in den Figuren.

ag Abdominalganglion.
an Antenne.
ao Aorta
as Anus

cc Kopulationskanal.

doea Musculus dilatator oesophagi anterioris.
doep Musculi dilatatores oesophagi posterioris (dorsalis et ventralis).
dph Musculi dilatatores pharyngis
dr Anhangsdrüse der männlichen Genitalien.

e Epipharynx.
ei Eiröhre.
ep Epithel.
es Endoskelett im Querschnitt.
ew Enddarmwandung.

f Facetten.
fk Fettkörper.

gi Ganglion infraoesophageum.
gs Ganglion supraoesophageum.

h Herz.
ho Hoden.
hy Hypopharynx.

i Ingluvies, Kropf.
il=*l* Ileum.

li Labium.
lr Labrum.

M Muskulatur des weiblichen Genitalausführungsapparates.

m Mandibeln.
md Mitteldarm.

mp siehe *pm*.
mpg MALPIGHIsche Gefäße.
mu Muscularis.
mx Maxille.
mxa Anhang der Maxille.

n Nährzellen der Eiröhre.

o Ovarien.
oe Ösophagus.
oest Ösophagusstiel.
ost Ostien.
ovd Ovidukt.

p Penis.
ph Pharynx.
pm Palpus maxillaris.
psc Postscutellum des Mesonotums.

rp Rektalpapillen.
sr Receptaculum seminis.
rt Rektum.

sc Samenkanal.
sp Speicheldrüse.
ss Stäbchensaum.

thg Thorakalganglion.
thm Thorakalmuskulatur.
t Trachee.

$v_{1\ u.\ 2}$ Vesicula seminalis I u. II.
vg Vagina.

Beiträge zur Kenntnis der einheimischen Vitrinen.

Von

Ernst Eckardt, Jena.

Mit Tafel IV und 82 Textfiguren.

Vorwort.

Die folgenden Untersuchungen über die mitteldeutschen Vitrinen wurden von mir unternommen, nachdem es mir im Herbst 1911 nicht gelungen war, genügendes Material der Gattung Vallonia aus der Gruppe der Heliciden zu beschaffen, deren Bearbeitung mir Prof. Joh. Thiele-Berlin empfohlen hatte. Die Aussicht auf neue Resultate war hier nicht annähernd so günstig als bei den Vallonien. Ich begann aber trotzdem, konnte dagegen erst im Sommersemester 1912 in Jena die Untersuchungen intensiver aufnehmen. Hier, bei Herrn Prof. Plate, fand ich eine reiche Anregung, für den Umfang und das Ziel der Studien die rechte Unterstützung. Darum möchte ich an erster Stelle meinem hochverehrten Lehrer den herzlichsten Dank aussprechen. Ihm verdanke ich auch eine Vergrößerung meines Materials. Ich erhielt von ihm:

8 Vitrina brevis aus Württemberg,

2 Vitrina Lamarkii-Teneriffa-Aqua Orteia,

so daß mir also einmal die süddeutsche Form, die bei uns nicht einheimisch ist, wie die atlantische Inselform zur Untersuchung stand. Wertvolle Hinweise bekam ich ferner von Herrn P. Hesse-Venedig, der mir gütigst die Manuskripte von F. Wiegmann † über Vitrinensektionen auf Erlaubnis des Berliner Museums zur Verfügung stellte. Desgleichen verdanke ich Herrn Prof. Thiele wie Herrn Prof. Simroth einige Winke. Der letztere machte mich erst auf die Wiegmannschen Notizen aufmerksam. Durch sie wurde es mir wesentlich erleichtert, auch die zwei anderen einheimischen Formen, nämlich Vitrina elongata und Vitrina diaphana in genügender Menge aufzufinden.

V. elongata fand ich am Nordabhange des Hausberges bei Jena in einer kleinen Bodenmulde in rund 60 Exemplaren bei ca. 10 Besuchen der Fundstelle.

Einen zweiten Platz entdeckte ich unterhalb der Kunitzburg über dem Saaltal, wieder da, wo der wasserdurchlässige Kalk sich gegen den wassersperrenden Röthhorizont absetzt und ein Abfluß stattfindet, der die mit Moos bedeckte Oberfläche auch im Sommer dauernd feucht erhält.

V. diaphana sammelte ich am Osthange des Inselsberges. Ehrmann gibt sie für den Lauchagrund in gleicher Gegend an. Wiegmann will aber im Lauchagrund, worauf wir später eingehen werden, eine stark differenzierte Abart von V. diaphana gefunden haben. Ob neben der normalen Form oder als alleinigen Vertreter des Gebietes, wird von ihm nicht gesagt. Im letzteren Falle wäre also die V. diaphana Ehrmanns auch die V. diaphana affinis Wiegmanns und nicht die typische Form, soweit man gerade bei dieser Art von Typus reden kann. Ich fand im Lauchagrund nach anfänglich vergeblichem Suchen am 31. Dez. 1912 sechs Tiere, die äußerlich echte Vertreter von V. diaphana waren. Drei waren aber sehr dunkel und klein, drei lichter grau und größer. Sie stammten dabei von genau derselben Stelle, etwa 1 km oberhalb von Tabarz. Ich fand sie am Rande der Laucha auf den ziemlich hohen Uferböschungen, die dauernd von Wassergischt besprüht waren.

Die Hauptmenge des Materials von V. pellucida, ca. 200 Stück, sammelte ich frisch am 9. Okt. 1912 50 km nördlich von Berlin. Bei Jena fand ich nur vereinzelte Tiere. Im Maximum einmal 10 Stück ebenfalls am Hausberge. Alle Jenenser Tiere waren, worauf ich noch später zurückkomme, kleiner und dunkler als der Durchschnitt der Exemplare aus der Norddeutschen Tiefebene.

Über die Methodik möchte ich das Folgende sagen:

Die Sektionen wurden unter dem binokulären Präpariermikroskop von C. Zeiss mit feinsten Präparier- und Insektennadeln ausgeführt; sowohl in vollkommen lebensfrischem Zustande, wobei man, meiner Ansicht nach, den klarsten Begriff für die morphologischen Verhältnisse der Genitalien erhält, wie nach Abtötung, zu der ich ziemlich alle bekannten Methoden anwendete. Am günstigsten erwies sich ½%ige Kokainlösung in frischem Leitungswasser. Der Tod trat nach ca. 2 Stunden ein, die Schleimabsonderung war relativ gering. Wärmestarre in ab-

gekochtem Wasser, eine Viertelstunde im Thermostaten, ist auch zu empfehlen, doch nicht, wenn man die Tiere fixieren will.

Chloralhydrat wie Hydroxylamin ist weniger günstig.

Ferner wurden alle Gewebe lebensfrisch als Quetsch- oder Zupfpräparate nach Art der älteren Autoren bei starken Vergrößerungen untersucht. Ebenso wurden Ausstriche gemacht, fixiert und gefärbt. Speziell von Leber und Zwitterdrüse.

Zur Fixierung gebrauchte ich zuerst die Deegenersche Mischung für Mollusken. Sie besteht aus:

20 Teilen gesättigter HgCl in wässeriger Lösung,
10 Teilen 0,5%iger Chromsäure,
1 Teil 1%iger Osmiumsäure,
1,5 Teil normale Essigsäure.

Hämatoxylinfarben geben hiermit sehr gute Bilder. Die Dauer der Fixierung ist dagegen genau auszuproben, je nach der Größe des Objekts. Ein Zuviel mazeriert ziemlich energisch die epidermalen Gewebe. 2 Stunden genügen für Größen um 1 cm. Auswaschen in Wasser. Anschneiden des Tieres, wenn im ganzen, empfehlenswert. — Die durchschnittlich besten Resultate gab die bewährte Methode Sublimat-Alkohol-Essigsäure. Warm und kalt angewendet. Günstig ist Zusatz von Osmiumsäure.

Serien wurden in den drei Orientierungen des Raumes von 5—100 μ geschnitten. Und zwar ganze Tiere wie einzelne Organe.

Gefärbt wurde vor allem mit Hämatoxylinen nach Delafield, Ehrlich, Heidenhain, Rosenbusch und Weigert. Die besten Bilder mit Heidenhain-Eisenalaun.

Nervenpräparate versuchte ich nach dem Golgi-Verfahren.

Totalpräparate, gefärbt und ungefärbt, machte ich von Organen wie ganzen Tieren nach einfacher Aufhellung in Xylol oder besser in einer Mischung von Isosafrol und Wintergrünöl. Über Spezielles spreche ich an den bezüglichen Stellen.

1. Einleitung.

Der Inhalt der vorliegenden Arbeit soll in der Hauptsache ein morphologischer sein. Dabei sollen aber überall, wo es wissenschaftlich möglich ist, die biologischen Gründe für die Formgestaltung wie die Formveränderung gegen nahestehende Gruppen aufgesucht und hervorgehoben werden, so daß wir am Ende den Organismus der fraglichen Tiere nicht bloß anatomisch, sondern auch biologisch verstehen können. Wo es nötig ist, werden also

auch die natürlichen Verwandtschaftsbeziehungen der Tiere unter sich und den ihnen nächsten Gruppen berührt werden, soweit man darüber etwas aussagen kann.

Im besonderen wurde die Arbeit in der Absicht unternommen, einen Beitrag zur Anatomie einer noch hinreichend interessanten Pulmonatengruppe der Landgastropoden zu liefern, einer Gruppe, deren weitere Vertreter noch ein Studium im einzelnen beanspruchen können, bis die geschichtliche Entwicklung der Gattung so weit geklärt ist, als es unserer Wissenschaft möglich ist. Auf die Erforschung der Stammesgeschichte kann es dem heutigen Systematiker ja nur noch ankommen. Hierfür sind wir fast ausschließlich auf die vergleichende Anatomie angewiesen, denn die Embryologie wie die Paläontologie haben sich noch kaum mit der fraglichen Gruppe befaßt.

Es handelt sich um die Familie der Vitrinidae, speziell um die Gattung Vitrina, und zwar hieraus um die einheimischen Formen Mitteldeutschlands. Daß hier noch unbeantwortete Fragen und Unsicherheiten harren, ist leicht aus einem Satze Simroths aus dem Jahre 1890 zu entnehmen, den er an den Anfang einer Arbeit zur Kenntnis der Nacktschnecken (62) stellt. Es heißt dort: „Die Vitrinen erscheinen mir als diejenige Pulmonatenform, welche in mehrfachem Sinne Zeichen ursprünglicher Bildung noch jetzt aufweist und den Stamm abgibt oder doch dem Stamm am nächsten steht, von dem eine große Reihe anderer Lungenschnecken sich abzuzweigen scheint.“ Liest man nun im III. Molluskenbande Simroths (aus Bronns Klassen und Ordnungen der Tiere), wo er die Pulmonaten behandelt, an betreffender Stelle nach, so findet man hier, volle 22 Jahre später, die Bemerkung, daß die genauere Bearbeitung der Vitrinen bis dato nicht über die eigene Arbeit Simroths von 1890 herausgekommen sei. Der erste Teil jener Arbeit behandelt nämlich, wie man aus dem Titel (62) nicht ohne weiteres entnehmen kann, die Vitrinen. Und zwar auf ca. 40 Seiten ungefähr 25 Arten und Varietäten; dabei sind der eigentlichen Beschreibung ungefähr die Hälfte der Seitenzahl, einer allgemeinen phylogenetischen Diskussion ist der andere Teil gewidmet.

Das bestimmte mich in erster Linie, mich mit der Gruppe zu befassen, trotzdem namhafte Konchyliologen sich keine Resultate versprachen.

Ich wurde dagegen für mein Vorhaben durch die Erfahrung bestärkt, daß alle bisherigen Befunde, bis auf zwei Ausnahmen, die mir bekannt geworden sind, nur auf der Lupensektion be-

ruhen und nie ein Tier vollständig durchgearbeitet haben. Schnittserien scheint nur André in seinen ganz speziellen Untersuchungen über die Fußdrüse durch den Fuß von V. pellucida gemacht zu haben, wovon er eine Abbildung gibt, die ich zu korrigieren haben werde. Außerdem hat Bowell in „The Irish Naturalist" die Anatomie von V. pyrenaica nach Schnittserien beschrieben, ohne sich vorher durch die Sektion zu orientieren. Es sind grobe Irrtümer dadurch untergelaufen. Ich lasse die Arbeit unberücksichtigt. Erst genaue, z. T. nachprüfende, z. T. ergänzende Sektionen, die mit dem Präpariermikroskop der Kleinheit der Tiere ziemliche Sicherheit garantieren können, versprachen neben der Untersuchung dreifach orientierter Schnittserien genügende Resultate.

Drittens machte mich Herr Prof. Simroth auf eine Vitrine aufmerksam, die F. Wiegmann als nova species von Jena handschriftlich genau beschrieben haben sollte. Es war also sehr wünschenswert, das Tier an der bezeichneten Stelle zu suchen und, mit Berücksichtigung der Wiegmannschen Notizen darüber, näher zu untersuchen und zu besprechen.

Endlich tauchten im Verlaufe der Arbeit Fragen allgemeineren Interesses auf, die ich, soweit es mir möglich, zu beantworten versuchte, sonst zur weiteren Bearbeitung und zur Diskussion stellte.

Es ist das unter anderem aus der Anatomie, die Klarstellung vom Wesen des vielfach mißdeuteten „Semperschen Organes", über das, wie die Literatur bis 1912 beweist, eine reichliche Unklarheit herrscht.

Damit glaube ich die Hauptlinien meiner Arbeit angedeutet zu haben.

Ich referiere nun in einem ersten Abschnitt, was über die bisherige systematische Einordnung der Vitrinen zu berichten ist. Danach folgt als eigentlich erstes Kapitel die Beschreibung der untersuchten Arten nach Körpergestalt, Größe, Färbung und Bildungen der Haut, soweit hier noch eine Ergänzung mir erforderlich scheint. Erst daran schließen sich die anatomischen Abschnitte, die nach den einzelnen Organsystemen gegliedert sind. Ich werde dabei das „Sempersche Organ", auf das der Begriff Organ allerdings kaum anzuwenden ist, als eigenes Kapitel behandeln.

Den Schluß bildet eine Zusammenfassung der Resultate und schließlich ein Kapitel noch über die Geschichte der Gattung Vitrina an der Hand von biologischen Faktoren. Nochmals will ich hier betonen, daß meine Untersuchungen bei der Beschränkung der Formenzahl keinen definitiven Abschluß für die Gattung zu

geben vermögen. Dazu bedarf es Studien auf breiterer Basis, die genau genug auszuführen einem Einzelnen kaum möglich ist, wenigstens nicht in den Grenzen einer Dissertation. Von verwandten Formengruppen läßt sich also nur heranziehen, was bereits über sie in der Literatur vorliegt.

Embryonen wie jung ausgeschlüpfte Tiere von V. pellucida und V. elongata habe ich ebenfalls in Serien von 5 μ geschnitten. Die Befunde werden hier und da eine kleine Ergänzung gestatten.

Die kontinuierliche Entwicklung der Organsysteme zu verfolgen, wäre bei Vitrina vielleicht lohnend, jedoch eine Arbeit für sich.

II. Systematische Stellung der Gattung Vitrina.

Wir orientieren uns also zunächst über die systematische Stellung unserer Gruppe nach neueren Werken. Man sieht sofort, daß hier noch ziemliche Unklarheit über eine schärfere Einordnung herrscht.

Die älteren Werke von Pfeiffer (33) und von Rossmaessler (43) lasse ich überhaupt außer Betracht.

Geyer (13a) gibt in seinem Buche ein System unserer Landpulmonaten auf anatomischer Grundlage von Caesar R. Böttger. Es ist für unsere Zwecke darum abzulehnen, weil es nur die beschalten Landschnecken Deutschlands umgreift und indem es eng verwandte Nacktschneckengruppen, die zweifellos aus beschalten hervorgegangen sind, einfach ausschließt, eigentlich wenig Anspruch auf Natürlichkeit machen kann. Geyer selbst schiebt hinter den Testacelliden die Limaciden als zweite Familie ein, stellt aber in die dritte, nämlich die Vitriniden, auch die Gruppen Conulus, Hyalina, Vitrea, Zonitoides und Zonites als Gattungen zur ersten Gattung Vitrina.

Dasselbe gilt für das System, das Goldfuss (14b) gebraucht. Im Prinzip gleiche Einteilung finden wir bei Clessin (9).

Wie weit hierfür praktische Gründe wirklich maßgebend waren, vermag ich nicht abzuschätzen. Doch sollte, nachdem die Simrothschen Arbeiten schon über 20 Jahre alt sind, auch hier in den Bestimmungsbüchern das Neue eingegliedert, Falsches gegestrichen werden.

So stellt Goldfuss die Dandebardien noch unter den Titel der Agnatha. Ein Kiefer ist bekanntlich längst von Pfeffer entdeckt. Ebenso spricht er von den Liebespfeilen der Vitrinen,

die, wie beim Erscheinen seines Buches schon seit 10 Jahren bekannt war, gar keinen Liebespfeil haben, sondern nur eine vermutlich homologe Drüse, nicht ein analoges Organ nach Art der Zonitiden und Heliciden.

Solche Fehler schaden an nebensächlicher Stelle wenig. Sie dürfen aber nicht als wesentliches Merkmal hervorgehoben werden. Die neueste und beste natürliche Systematik im weiteren stammt von Simroth und ich werde sie am Ende der Abhandlung heranziehen.

Für alle Gruppen, die z. B. Geyer als Vitriniden vereinigt, gilt äußerlich nur die Übereinstimmung in der Schalenbildung. Alle haben eine durchsichtige, glasartig glänzende Schale mit starker Depression des Windungskegels, der sich im Maximum kaum merkbar erhebt. Beide Kriterien stimmen aber auch für die Dandebardien, die sicher nicht vitrinenähnlich sind. Die dünne, durchsichtige Schale kommt auch den Succinea-Arten zu, die den Clausilien nahestehen.

Weil nun alle diese Formen anatomisch als ziemlich primitiv resp. alt sich erwiesen, so gilt vorläufig noch ihre Schale, besonders, wo sie morphologisch hochentwickelt ist, nicht für rückgebildet, sondern gleichfalls primitiv. Dies jedoch mit der gehörigen Reserve. Denn alle jene Gattungen leben an feuchten Orten, und es ist augenblicklich schwer zu sagen, ob wir es dabei nicht mit sekundärer Anpassung und Konvergenz zu tun haben. Das wesentliche aber, was uns hier angeht, ist folgende Tatsache und Überlegung. Wir kennen heute (vgl. Plate 37) nur eine primäre Entstehung der Asymmetrie verbunden mit spiraliger Einrollung des Intestinalsackes in sehr langer, phyletischer Entwicklungsreihe. Die Nacktschneckenbildung, d. h. die Rückbildung des Spindelkomplexes ist in vielen Parallelen beobachtet. In allen Fällen blieb aber die primär geschaffene Asymmetrie der inneren Organe bestehen. Darum ist es unmöglich, daß sich Formen mit stärker eingerolltem Eingeweidesack von solchen mit schwach gewundenem Gehäuse innerhalb des Pulmonatenstammes ableiten können, denn das würde ja eine sekundäre Aufrollung voraussetzen. Und, was das Wichtigste ist. Wir finden in der Natur noch kein Beispiel dieses Prozesses. Darum ist es auch von selbst überflüssig, damit zu spekulieren. Ich weiß nun nicht, welche „andere Pulmonatengruppen“ außer den Limaciden Simroth meint, für die die Vitrinae Stammformen abgegeben haben sollen, denn ich sehe nur eine absteigende Reihe in der Schalenreduktion. Alle

anderen Pulmonaten des Landes haben eine stärker aufgewundene Schale als die Vitrinen.

Dies Moment scheidet die Gattung Vitrina scharf von den anderen. Bei echten Vitrinen haben wir im Maximum drei Umgänge, bei den anderen der „Familie" im Minimum vier, im Maximum sieben Umgänge. Erstere Schalenform ist stets elliptisch, letztere kreisförmig. Innerhalb der Gattung ist ferner die Abstufung der Aufwindung größer und markanter als bei den anderen, die echte Gehäuseschnecken sind. Das Körpervolumen ist im Verhältnis zum Schalenraum gewachsen oder der Schalenraum hat sich verkleinert, und zwar finden wir eine Reihe Typen mit immer stärker sich ausstreichender Schale. Man schuf darum zwei Gruppen, nämlich die Helico- oder Phenacolimaces und die Semilimaces. Zu ersteren rechnete man die Formen, die sich noch ganz in ihr Gehäuse zurückziehen können, zu den letzteren die, deren Gehäuse in der Hauptsache nur noch dem Eingeweidesack und Pallealkomplex Raum bietet. Die von mir untersuchten Arten sind danach im Verhältnis 1:3 zu verteilen, d. h. die Schalenrückbildung überwiegt innerhalb der Gattung. Nur V. pellucida gehört also in die Subfamilie der Helicolimaces: V. diaphana, V. brevis und V. elongata zu den Semilimaces. Durch Hinzuziehen aller bekannten Formen würde sich das Verhältnis zugunsten dieser zweiten Gruppe der Semi- oder Oligolimaces noch vergrößern.

Nach der Schalenmorphologie klafft zwischen Vitrinen und Limaciden wieder eine beträchtliche Lücke, wenn man die rezenten Vertreter vergleicht. Sie ist äußerlich größer als zwischen Vitrinen und Hyalinen nach der anderen Seite. Nur durch Sichten eines großen Materials in anatomischer Hinsicht war ein Hinweis zu gewinnen, der zeigte, daß zwischen beiden Gruppen, den Vitrinen und Limaciden, phylogenetische Zusammenhänge bestanden.

Über die Stammformen der Vitrinen selbst wissen wir nichts. Wir können nur den vorhin erörterten Gedanken als erste Voraussetzung festhalten, daß solche Stammformen entweder eine stärker oder mindestens gleichweit aufgewundene Schale besessen haben müssen als der Gattungsvertreter, der heute die meisten Umgänge zeigt.

Die schärfere Vergleichung begann erst mit der Anatomie. Sie wurde leider in gewisser Weise einseitig. Denn von A. Schmidts (45) Sektionen an, die zeitlich ziemlich die ersten waren, verlegte sich bald das Schwergewicht ganz auf die Kritik der Geni-

talien, weil sie meist am markantesten den originellen Zug der Art zeigen. Wir werden die Resultate der einzelnen anatomischen Arbeiten an den bezüglichen Stellen erörtern. Dabei wird sich, wenn wir erst selbst unsere Arten gründlich kennen lernten, zeigen, wie weit die Gruppe überhaupt einheitlich aufzufassen ist und wie weit die alte Einteilung nach den Schalen, die von den deutschen Autoren ebenso wie von MOQUIN-TANDON (29), POLLONERA (36) und STABILE — Mollusques vivants de Piémont — angewendet wurde, natürlich und darum gerechtfertigt war.

III. Die äußere Morphologie.

Zur Untersuchung gelangten die folgenden Formen:

1. Vitrina pellucida Müll. aus der Norddeutschen Tiefebene.
2. Vitrina pellucida Müll. vom Rand des deutschen Mittelgebirges.
3. Vitrina diaphana Drap. vom Osthang des Thüringer Inselsberges.
4. Vitrina diaphana Drap. var. affinis (Wgm.) Lauchagrund bei Tabarz.
5. Vitrina brevis Fér. aus Württemberg.
6. Vitrina elongata Drap. vom deutschen Mittelgebirge (Inselsberg bis Hänge des Saaltales).

Bei CLESSIN (9) wie bei GOLDFUSS (14b) ebenso bei A. LEHMANN (22) findet man ziemlich genaue Angaben, die die Tiere äußerlich charakterisieren. Nach dem Habitus scheidet sich V. pellucida scharf von den anderen (Textfig. 1). Bei dieser nämlich fällt zuerst die Schale ins Auge, bei den anderen das Tier. Das Gehäuse bildet bei jener den Kulminationspunkt und wird in der üblichen leichten Schrägstellung nach links getragen. In der Ruhelage, die nicht in einem totalen Zurückziehen ins Gehäuse, sondern hauptsächlich in einem horizontalen Zusammenziehen der Sohle und entsprechend des Nackens und Kopfes sich markiert, tritt jene Präponderanz der Schale um so deutlicher hervor. Beginnt das Tier dagegen zu kriechen, wie es bei plötzlich einfallendem Licht meist geschieht, so sinkt die Schale wieder



Textfig. 1. Vitrina pellucida, lebendes Tier, ca. 5 mal vergrößert.

nach links ab und das um so mehr, je lebhafter die Bewegung und je vollständiger damit die Ausstreckung ist. Doch nie wird bei V. pellucida eine absolut horizontale Schalenlage erreicht, sondern sie bleibt immer etwas geneigt. Eine vollständig horizontale Lage tritt erst bei V. diaphana und den anderen Formen ein (Textfig. 2 u. 3). In der Ruhe wie beim Kriechen liegt hier die Schale platt in der den Vitrinen eigentümlichen Rückenmulde des hinteren Fußteiles. Die Schalenmündung ist in die Quere gezogen, das Gewinde so gesenkt, daß die Spitze des früheren Kegels mit den Windungshöhen in einer Ebene liegt. Es läßt sich eine kontinuierliche, nur sanft gewölbte Linie im Profil über den Rücken verfolgen (Textfig. 2b). Die Schale schmiegt sich vollkommen in die gestreckte Form des Tieres. Das geht so weit, daß ein ungeübtes Auge beim Sammeln eine V. elongata beispielsweise eher für eine kleine Nacktschnecke auf den ersten flüchtigen Blick halten wird, denn für ein beschaltes Tier, zumal die Schale viel intensiver vom Mantel bedeckt wird als bei den Daudebardien, die eine relativ kleinere Schale besitzen. Ein Semilimax in der Ruhestellung mit der durch die Kontraktion bedingten Körperüberhöhung ähnelt ebensosehr einem ruhenden echten Limax, wie uns das schnelle, lebhafte Kriechen der Tiere ebenso nötig wieder an das gleiche Verhalten der Limaxarten im Gegensatz zu den Arionen erinnern muß.



Textfig. 2a. Vitrina diaphana, lebendes Tier, ca. 5 mal vergrößert aus dem Lauchagrunde.



Textfig. 2b. Vitrina diaphana, Seitenansicht.



Textfig. 3. Vitrina elongata vom Hausberg bei Jena.

Angaben über die Körpergröße nach der Längsachse schwanken nun naturgemäß sehr mit dem Kontraktionszustand. Das Messen abgetöteter Tiere hat darum kaum irgendwelchen Wert. Die Größe lebender, geschlechtsreifer Tiere variiert ebenfalls in ziem-

lich weiten Grenzen. Im allgemeinen werden 2 cm maximal kaum überschritten. Bei V. pellucida maß ich meist 15—16 mm. Die stattlichste Länge bei der schlankesten Form, nämlich V. elongata, mit 22 mm. V. diaphana schwankt um 18—20 mm. Von V. brevis standen mir nur Spiritusexemplare zur Verfügung. Im Kontraktionszustand der Ruhelage verkürzt sich die Länge fast auf die Hälfte. Junge, frisch aus dem Ei geschlüpfte Vitrinen sind gedrungen in allen Formen wie die Jungen der meisten Tierarten überhaupt. Die Länge eines jungen Tieres von V. pellucida, das vielleicht 2 Tage das Ei verlassen hatte, betrug 1,5 mm.

Die Schale der Vitrinen lagert etwa im zweiten Drittel der totalen Körperlänge, so daß der gut und ausgesprochen gekielte Schwanz noch beträchtlich, ca. 5 mm hinter der Schale sichtbar ist.

Allen Schalen gemeinsam ist der glasartige Glanz und die Durchsichtigkeit. Man sieht das Pulsieren des Herzens, ebenso die rhythmischen Kontraktionen der großen zur Lunge führenden Randvene; ferner die Strömungen in der Niere, das Schlagen der großen Leberarterie und das Vorwärtsrücken der Fäzes im Rektum. Die Durchsichtigkeit der Schale beruht nicht bloß auf der geringen Ausbildung der Kalkschicht, wie man glauben könnte. Denn die Durchsichtigkeit verliert sich bald, wenn man die leeren Schalen der geringen Lösungskraft des Wassers oder Alkohols (nicht destilliertes Wasser) aussetzt. Die vermutlich molekulare Änderung des kristallinen Kalziumkarbonats, die den Durchtritt des Lichtes dann verhindert, scheint dabei nicht bloß auf der angegriffenen Oberfläche zu beruhen. Ebensowenig stammt sie von der gleichzeitig eintretenden Trübung der Konchyolinhaut, des Periostrakums, das freilich nebenher durch Wasserentziehung in Alkohol von seiner Durchsichtigkeit einbüßt. Wir kommen bei der genaueren Schalenuntersuchung darauf zurück. Morphologisch interessiert bei den Vitrinenschalen das mächtige Überwiegen der organischen Hüllsubstanz gegen die Kalkschichten der Schale, die sich mit jener nicht mehr oder noch nicht decken. Es bildet so eigentlich das Periostraktum die Schalenform, der Kalk nur eine mehr oder minder partielle Auskleidung.

Er fehlt überall da, wo die Schale sich fest und dauernd an den Körper anschmiegt, oder von seinen Anhängen, wie den Mantellappen dauernd bedeckt wird. So fehlt der Kalk in der Region der Schwanzmulde und der Zone der Mündung, wo der Schalensaum vom linken Schalenlappen, wie wir gleich sehen

werden, dauernd eingefaßt und überdeckt wird. Doch gilt das nicht in steigender Entwicklung für die Formen.

V. pellucida (Textfig. 4a und 4b, *PS*) hat allerdings die schmalsten Hautsäume und die solideste Schale. V. diaphana (Textfig. 7) dagegen, die sich schalenmorphologisch hier anschließen würde, ist viel kalkärmer und besitzt viel breitere Konchyolinzonen oder -säume als V. elongata (Textfig. 5b, *PS*), die die relativ kleinste Schale und die bedeutendste Überwachsungstendenz zeigt. Ist sonst die V. diaphana aus dem Lauchagrunde vom typischen Artvertreter äußerlich nicht zu unterscheiden, so läge höchstens in der pergamentartigen dünnen Schale, die der Varietät zukommt, ein erstes, aber schwaches Kriterium. Simroth erwähnt für V. diaphana ebenfalls die auffallend schwache Kalkentwicklung bei Tieren, die von den deutschen Alpen stammten. Ich bin darum geneigt, es rein auf Kosten der Umgebung zu setzen, nicht als Artmerkmal zu betrachten.

Goldfuss gibt nämlich für Helix hortensis eine Vergleichstabelle von Schalengewichten von Tieren, die aus geologisch verschiedenen Gegenden stammten. Es zeigen sich dabei unglaubliche Differenzen in Kalkreichtum und dicker Schale und Kalkarmut mit dünner Schalenwandung. Geologisch-petrographisch aber setzt sich der Lauchagrund aus Granitporphyr, Rotliegendem und Zechstein zusammen. Also ein kalkarmes Gebiet. Bei Versuchen an Süßwasserschnecken hat sich gezeigt, daß bei Kalkzufuhr die Schale der Tiere sehr bald eine Verstärkung erfährt.

Für genaue Angaben der Schalengrößen ist es hinderlich, daß man an der Schale nicht bestimmt entscheiden kann, ob sie ausgewachsen ist oder nicht, falls kein Vergleichsmaterial vorliegt.

Durchschnittsmaße nach F. Wiegmann und Clessin für V. pellucida sind in Millimetern:

Großer Durchmesser . . .	4,5—4,8
Kleine Achse	3,6—3,8
Höhe	2,6.

Dabei hat Wiegmann wohl jede Schale, die durch seine Hände ging, peinlich gemessen, wie man aus seinen Notizen sieht. Es fällt darum auf, wenn Goldfuss, dem vermutlich Hallenser Tiere vorlagen, 6 mm als Durchschnitt für die große Schalenachse angibt.

Ich selbst habe an einem Exemplar von Nauen (Mark) sogar die Maße:

6,3 mm, 5,4 mm, 3,2 mm

genommen. Das erreicht beinahe die Größe von V. major. Wir sehen hier eine Differenz bei derselben Art zwischen den Tieren des Mittelgebirges und denen der Ebene, die wir noch berücksichtigen werden. Für V. diaphana schwanken nach GOLDFUSS die Maße wie folgt:

6,8 mm, 4,5 mm, 3—3,5 mm.

Wir sehen daraus eine deutliche Streckung der Hauptachse gegen den Querdurchmesser.

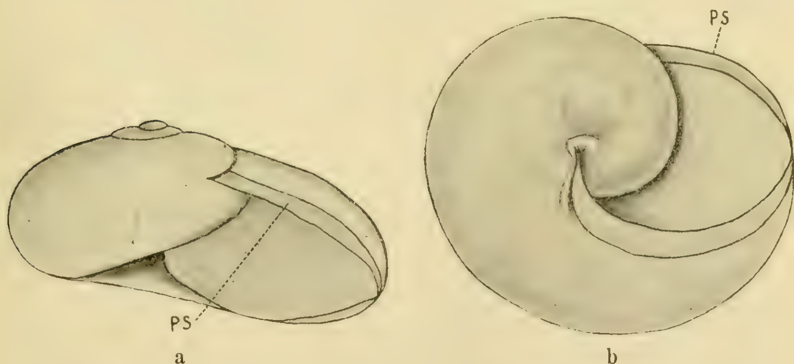
Der Wert für die Höhe differiert auffällig bei WIEGMANN. Er gibt nämlich 4—5 mm, eine auffällig hohe Zahl an. Für V. elongata stimme ich mit WIEGMANN ziemlich genau überein, wohl darum, weil wir auf derselben Stelle gesammelt haben. WIEGMANN maß:

4,5 mm, 3 mm, 1,5—2 mm.

Ich maß:

4,9 mm, 2,8 mm, 1,6 mm und 2¼ Umgänge.

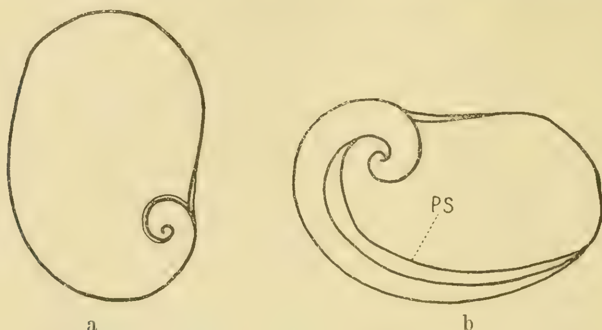
Unterscheiden lassen sich die Schälchen am besten nach dem Gesamthabitus, weshalb ich auf die Textfig. 4, 5, 6, 7, verweise,



Textfig. 4a u. b. Schale von Vitrina pellucida, 23mal vergrößert.

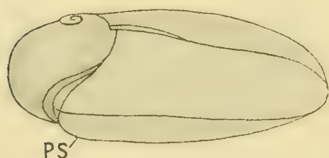
die in 16facher Vergrößerung, letztere nach einer WIEGMANNschen Skizze im Verhältnis 14:1, angefertigt sind. Allesamt tragen durch die sukzessive Anlagerung der Kalkzonen eine feine, leicht wellige Streifung. Die Schale der Embryonen läßt gleichmäßig verteilte, porenartige Vertiefungen auf der ganzen Fläche des Periostrakums erkennen, deren Entstehung gerade so unklar ist wie ihr späteres

Verschwinden. Diese runden Einsenkungen der Schalenhaut finden sich nur in dieser, also im Periostrakum. Sie sind bei V.



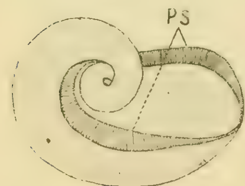
Textfig. 5a u. b. Schale von Vitrina elongata.

elongata größer und untereinander weiter gestellt; bei V. pellucida an sich kleiner, aber zahlreicher. Bei stärkerer Vergrößerung sieht man, daß jede Vertiefung ein rund begrenztes Feld siebartiger Grübchen darstellt.



Textfig. 6. Schale von Vitrina elongata.

Das zweite, nächst der Schale charakteristische Gattungsmerkmal der Vitrinen ist die Ausbildung des Mantels. Er scheint in einer funktionellen Beziehung zur Schale zu stehen, die bei anderen Gruppen nicht annähernd so scharf hervortritt. Es ist ein Funktionstausch zwischen Mantel und Schale als Bedeckungsorgane für den Körper eingetreten. Mit verringerter Schalenoberfläche ist der Mantel weiter und mächtiger ausgebildet wie z. B. bei V. elongata und V. brevis; dagegen überwiegt bei V. pellucida die Ausdehnung der Schale bedeutend und die Mantelfläche tritt zurück (vgl. Textfig. 1 u. 3). Doch schon die Inselvitrinen von den Canaren und Azoren passen nicht in dieses Schema. Sie haben eine relativ wohlentwickelte Schale und ebenso beträchtliche Mantellappen, die die Schale mindestens so weit zu decken vermögen, wie die Mantellappen bei V. elongata. Wahrscheinlich hat bei jenen das wärmere Klima begünstigend auf die Bildung eines doppelten Schutzes eingewirkt.

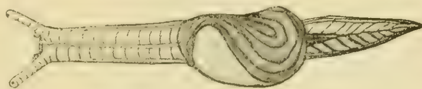


Textfig. 7. Schale von Vitrina diaphana (nach WIEGMANN). 14 mal vergr.

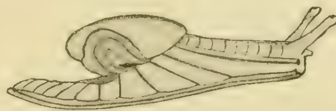
Rein oberflächlich morphologisch differenziert sich der Mantel in vier Lappen oder Streifen, die von den älteren Autoren als rechter und linker Schalenlappen, vorderer und hinterer Körperlappen unterschieden werden. Die Grenze beider Gruppen ist höchstens durch die sekundäre Verwachsungslinie mit dem Nacken gegeben. Der größte ist die sog. Mantelkapuze, die vom Nackenwulste nach vorn das Tier bedeckt. Gelegentlich fand ich zwei Exemplare von V. elongata, denen dieser Teil fehlte (Textfig. 8, 9). Er war nach dem Augenschein bei 23facher Vergrößerung offenbar nicht durch eine Verwundung verloren worden.

Noch ziemlich weit vorn, nicht so weit hinten, wie Behme (5) schreibt, etwa unter dem dritten Viertel der Schalenmündungsbreite wird rechts durch einen eiförmigen Einschnitt in die Mantelmasse das Atemloch gebildet. Es trägt an seiner oberen Wölbung hinten eine feine Kerbe oder Spalte (Textfig. 1, *K*), die wir bei Limax wiederfinden. Ebenfalls vom Spirakulum nach links hinüber zieht sich über die Basis der Mantelkapuze die Nackenfalte, die Simroth für V. diaphana betont und abbildet (62). Sie findet sich nach ihm bei den Amalien wieder. Sie scheint mir vor allem durch die Muskelansätze der Fasern aus dem Nackenwulst bedingt, denn sie ist im Leben kaum sichtbar, tritt dagegen im Tode bei V. diaphana ziemlich scharf hervor.

Textfig. 8.



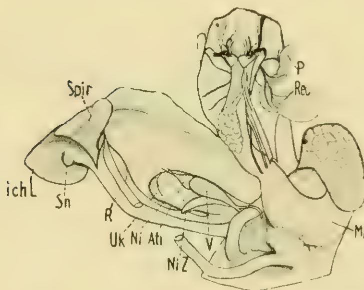
Textfig. 9.



Textfig. 8 u. 9. Zwei Tiere von Vitrina elongata mit abnormer Mantelausbildung.

Hinter dem Nackenwulste schlägt sich nach hinten über den Schalenrand hinauf der linke Schalenlappen. Man könnte auch sagen, er spanne sich quer vor den oberen Schalenrand, denn er ist an seiner unteren Basis durch die Mantelrinne bestimmt, in der der Mündungssaum der Schale eingebettet liegt, die er also überdeckt. Hinter dem Atemloche, mit dem linken Schalenlappen verschmolzen, zieht sich der Mantel zu dem sanft blatt- oder löffelförmig gerundetem (Textfig. 1, *ll*) rechten Schalenlappen aus. Die Kerbe in der Wölbung des Spirakulums verrät wohl noch die alte Verwachsungsgrenze. Je nach seinen Muskelaktionen reicht dieser Lappen über oder bis an die Höhe der Spindelachse, so daß vom

Gewinde entweder das Ganze oder ein sektorenähnliches Stück bedeckt wird. V. elongata vermag mit diesem Schalenlappen bereits die ganze hintere Schale bis auf den linken, vorderen Komplex, unter dem Herz, Niere und Lunge liegen, zu bedecken (Textfig. 3, *ll*). Bei V. pellucida zeigt der Rand des Lappens eine feine bogige Kerbung. An seiner unteren Basis verwächst er bei allen Tieren mit dem vierten Teile des Mantels, der von links her als ein verschmälertes Band, immer der Schale dicht anliegend, zwischen Fuß und Bruchsack hindurch nach rechts herumläuft. Dieses Band ist streng morphologisch der unter dem Eingeweisedack gelegene Mantel überhaupt. Seine Säume, die sich oben zur Kapuze, rechtem und linkem Schalenlappen ausgedehnt hatten, sind hier zu einer äußeren starken und unten schwächeren aufgekippten Leiste reduziert, die über sich eine nach außen offene Rinne lassen. In diese Rinne kommt der untere Schalenrand zu liegen. Sie ist also die Fortsetzung der Mantelrinne, in der auch hier der Bildungssaum für das Periostrakum sich findet, wie wir später sehen werden. Sie entspricht also auch physiologisch dem oberen Teile.



Textfig. 10. Anatomisches Übersichtsbild von Vitrina pellucida. 23 mal vergr.

Durch diesen vierten Abschnitt wird die Abschnürung des Eingeweidesackes vom Körper auf seiner unteren Basis exakt bestimmt.

Die Verwachsungsstelle dieses Mantelbandes mit dem rechten Schalenlappen zeigt im Querschnitt ein dreieckiges Profil durch die Einschmiegung, die das auslaufende Band zwischen Körperwand und Wölbung der Schale erfährt.

Es endet unterseits in einer kleinen gerundeten Schnibbe (Textfig. 10, *Sn*), während der rechte Schalenlappen nach vorn einen kegelförmigen Fortsatz trägt, der sich unter das Atemloch und den rechtsseitigen hinteren Endlappen der Kapuze schiebt. Damit ist das Spirakulum fest umschlossen.

Der ganze Mantel ist am lebenden Tier in dauernder Bewegung und Tätigkeit. Besonders schön sieht man bei V. elongata kontinuierliche, sanfte Wellen von hinten nach vorn verlaufen, die sich auch als ein exzentrisches Parallelensystem auf den rechten Schalenlappen erstrecken. Der Wert dieser Muskelkontraktionen scheint

mir in der Unterstützung der Schleimsekretion zu beruhen, denn sie ruhen fast ganz in der Ruhestellung der Tiere, während der auch die Schleimabsonderung sehr gering ist. Wir finden diese Muskelwellen wieder bei dem Mantel der Limaciden, bei denen sie im Leben bereits zu einem dauernden Wellensysten wurden, das erst mit dem Tode vergeht.

Wenn A. Lang (p. 611) meint, der über die Schale geschlagene rechte Schalenlappen der Vitrinen diene zum „Reinigen der Schalenoberfläche", so ist das kaum anzuerkennen. Ich vermag aus tieferen phylogenetischen Gründen hierin nur eine Entwicklungsphase oder Anlage zu dem erwähnten Funktionstausch zwischen Mantel und Schale zu sehen, dessen Vollendung bei den Limaciden erreicht ist. Günstige Klimabedingungen haben bei den Limaciden die Entwicklung unterstützt, die durch andere Verhältnisse bei den Vitrinen zum Stillstand gebracht wurden, wie wir am Ende sehen werden.

In der Färbung der Tiere lassen sich zwei Formen unterscheiden. Simroth hat in seiner Naturgeschichte der Nacktschnecken (62) das Pigmentproblem vielseitig behandelt, ohne, meiner Ansicht nach, vollkommen das Rechte zu treffen.

Sehen wir zunächst, wie die Vitrinen gefärbt sind. V. pellucida, die Form der Niederung, hat keine einheitliche Pigmentierung, sondern ein bald schwächer versprenkeltes und ganz fein punktiertes, bald zu Flecken angehäuftes Pigment, das sich dunkelschwarzbraun von der rötlichgrauen Fleischfarbe der wasserreichen Schneckenhaut abhebt.

Nur in einigen Teilen, wie am Spirakulum, dem Dach der Atemhöhle und der Fußsaumrinne, tritt eine energische Schwärzung auf. Ferner muß auffallen, daß die Artvertreter, die ich bei Jena, also am Rande des Mittelgebirges und in einer ca. 200 m höheren Lage sammelte als die übrigen, wenn auch nicht einheitlich, so doch merkbar stärker pigmentiert waren als die Tiere der norddeutschen Tiefebene. Bei den echten Gebirgsformen ist die Färbung oberseits geschlossen. Es gibt nur eine Abtönung oder Aufhellung in dorsoventraler Richtung. Der Mantel, der den ganzen vorderen Körper meist bedeckt, ist satt schwarzblau bis dunkel blaugrau, etwas lichter sind Nacken und Kopf, während an den Körperflanken die Färbung bis zu glasigem Blauweiß abnimmt. Einfarbigkeit in diesem Sinne besitzen also V. diaphana, V. elongata und V. brevis.

Simroth erwähnt Pigmentauflösung zu Flecken auch bei Exemplaren von V. diaphana. Aus seinen Materialangaben ist

ersichtlich, daß die Mehrzahl seiner Tiere dieser Art aus den Auwaldungen bei Leipzig, also dem vorgeschobensten Siedlungsgebiet ins Flachland stammte. Meine Tiere von der Höhe des Thüringer Waldes waren einheitlich durchgefärbt. Die Deutung der ganzen Pigmentfrage können wir erst gründlich erörtern, wenn wir auch die Pigmentverhältnisse im Innern des Körpers zu berücksichtigen vermögen. Hier läßt sich nur sagen, daß die düstere, schwarzblaue Färbung der Gebirgstiere in ihren Waldlebensgebieten mit schwachem Lichte wohl, wenn auch in geringerem Grade, als Schutzfärbung zu dienen vermag. Dabei glaube ich aber nicht, daß solche Farbe einen Schutz bietet gegen einen am Boden suchenden Vogel, der etwa nach Amselart das tote Laub, unter dem sich die Schnecken verborgen halten, durchforscht.

Wir betrachten weiter den Kopf der Tiere. Die Augenträger von V. pellucida sind die relativ längsten. Bei V. diaphana und V. elongata sind sie etwas stämmiger, am Ende weniger kolbig verdickt. Sie tragen oben die Augen, leicht nach einwärts gekehrt. Die Bedeutung letzterer Sinnesorgane für die Nahrungssuche ist darum auch wohl ziemlich nebensächlich, denn wenn erst auf ca. 2 mm ein scharfes Bild entsteht, wie Meisenheimer (26) erwähnt, so hat sich der feine Tastsinn der Fühler schon etwa zu gleicher Zeit genauer darüber orientiert.

Die kleinen Fühler haben höchstens ein Viertel der Länge der Ommatophoren.

Das dritte Paar, die Lippentaster oder Mundlappen (Leydig), Lippententakel (Meisenheimer) bilden zwei kurze, stämmige trapezförmige Organe mit breiter Basis und leicht gewölbter Oberfläche, die stets der Unterlage zugekehrt ist. Sie sind nicht für sich einstülpbar, wenn auch in gewissem Grade zurückziehungsfähig.

Die äußeren Lippen, die man auch als äußere Oberlippe einheitlich bezeichnen könnte und die bei erstickten Tieren sich sehr gut markieren, umgeben den Mund in Hufeisenform. Sie sind durch Muskelansätze radiär voneinander abgeteilt, so daß ungefähr gleichgroße Segmente entstehen. Die Zahl variiert. Ich zählte bei V. pellucida im Durchschnitt 10 Lippenteile.

Aus der Zeichnung Sempers (50) geht nach Sarasin (44) hervor, Semper habe bei einem kontrahierten Limax, bei dem er das „Sempersche Organ“ entdeckte, den durch die Kontraktion in die Mundspalte eingestülpten Teil der Lippenwülste und Mund-

lappen — die nämlich zu dem problematischen „Semperschen Organ" gehören — als normal in der Mundhöhle liegend, aufgefaßt. Wir werden auch diese Frage im anatomischen Teil zu behandeln haben.

Am Unterrande des Mundes, wo die Lippenwülste fehlen, wölben sich zwei symmetrische, vertikalgestellte Unterlippen in das Innere der Mundhöhle vor. Die Muskelansätze, die ihre Aktionen bewirken, sind hier so gelagert, daß beide Unterlippen in eine einheitlich verschmolzene glatte Basis übergehen, im Gegensatz zur Oberlippe. Die Skulptur aller bisher beschriebenen Teile ist ziemlich gering. Nur bei der V. diaphana aus dem Lauchagrunde ist die Umgebung der Lippen von warzigen Erhöhungen umstellt, die reich an Schleimzellen sind.

Dagegen finden wir auf der übrigen Körperhaut ein symmetrisches Furchensystem, das im Prinzip mit dem von Daudebardia harmonisiert. — Die Projektion der Hautfläche, abgesehen von der Sohle, würde eine Ellipse ergeben, in der ein Radialstrahlensystem von einem Zentrum zur Peripherie läuft. Dies Zentrum liegt beim Tiere etwas in der Mitte seiner Längsachse. Der Achse parallel laufen zwei Furchen, die vom Nackenwulst nach vorn zum Munde ziehen, wo sie sich in der zarten, polygonalen Felderung jener Hautpartien verlieren. Sie lassen nur eine ziemlich schmale Zone zwischen sich. Alle anderen, die sich von den Körperflanken ab nach hinten allmählich verdichten, laufen nach unten. Das erste und zweite Paar mündet rechts oberhalb und unterhalb der Genitalöffnung, links an der Basis des kleinen Fühlers (Textfig. 2b, *SF*).

Die übrigen verbinden sich mit der Fußsaumrinne, die sie dadurch in einzelne Abschnitte zerlegen. So zählte ich bei V. pellucida für Körperflanke und Schwanz jederseits 10, jedoch auch 11. V. diaphana aus dem Lauchagrund besitzt die meisten: fünf entfallen noch auf die eigentliche Körperwandung, d. h. auf das Stück vom Kopf bis zum Mantelband, wo sich der Eingeweidesack gegen den Fuß abgrenzt. Hier beginnt dann dorsal zunächst die Schwanzmulde oder Schalenmulde, die schon von Semper beschrieben worden ist. Dieser Schwanzteil bis zum dorsalen Kiel, also zur beiderseitigen Grenze, weist bei der Vitrine aus dem Lauchagrund noch 12 Furchen jederseits auf. V. elongata steht mit durchschnittlich 12 Furchen auf die ganze Strecke, in der Mitte. Für V. brevis ließen sie sich auf den stark kontrahierten Schwanzteilchen nicht mehr feststellen. Sekundäre Querfurchen, die die Hauptfurchen

verbinden, sind vor allem auf dem Nacken deutlich. Seitwärts bilden sie nur eine obere Parallele (Textfig. 2b, *PF*) zur Fußsaumrinne und sind hier zu leicht nach unten geschwungenen Bogen geworden. Dazwischen liegt nun die zart polygonale Felderung, die wir in stärkerer, zerrissener Skulptur von Helix kennen. Bei den Vitrinen ist alles feiner, glatter und von mehr Schleim dauernd frisch überrieselt. Beobachtet man ein Tier unter dem Präpariermikroskop, so sieht man den dünnflüssigen Schleim unablässig während des Kriechens über den Körper zur Sohle herabfließen und sich längs der Fußsaumrinne gleichmäßig verteilen. Die Sohle zerfällt bekanntlich in drei Längszonen, ein Kriterium, das auch den Limaciden wie der ganzen Formengruppe, die zur Familie der Vitriniden systematisch vereinigt ist, zukommt. Die drei Felder erscheinen im Leben ungefähr gleich breit. Das mittlere ist bei allen einheimischen Arten ungefärbt, die Seitenfelder sind leicht dunkel getönt. Diese Färbung stammt aber nicht von direkten Pigmenteinlagerungen in der Sohlenhaut, sondern die kräftig geschwärzten Außenränder der Fußleiste erzeugen hier Streifen stärkerer Absorption. An der Schwanzspitze laufen die Außenstreifen ineinander über (Textfig. 11), so daß das Mittelfeld die Spitze nicht erreicht.

Nach Simroth (61) ist nur das Mittelfeld der Sohle motorisch. Wir werden sehen, daß es schwer ist, sich der Ansicht anzuschließen, die die Seitenfelder als ganz nebensächlich für die Lokomotion erklärt, denn bei getöteten Tiere furchen sich die Seitenfelder genau so wie das Mittelfeld; und zwar entsteht diese Segmentierung doch offenbar durch die Kontraktion der Muskeln, die in ziemlich gleichmäßigen Abständen ihre Fixpunkte in der Sohle haben. Ebenso widerstrebt mir die v. Jheringsche Bezeichnung des „Subpallium“ für diese Teile der Sohle, deren Beziehung zum Mantel doch reichlich gekünstelt erscheinen muß.

Über die genetische Entwicklung der Dreiteilung sind mir triftige Gründe nicht bekannt geworden. Dieser Charakter gilt bisher als primitives Merkmal, weil er höher entwickelten Landpulmonaten fehlt. Im Embryo ist er bereits deutlichst angelegt, wobei aber das Mittelfeld noch sehr schmal gegen die seitlichen ist.

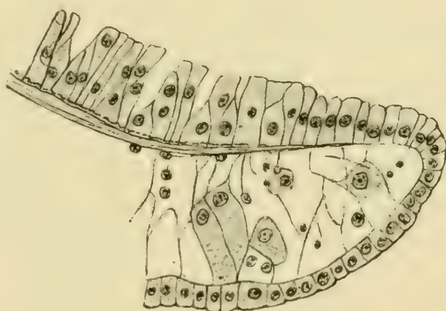
Damit habe ich die wichtigsten Punkte der äußeren, groben Morphologie soweit gestreift, als es die notwendige Beschränkung erlaubt.

Wir kommen jetzt zu den Organsystemen im besonderen.

IV. Das Integument und seine Differenzierungen.

1. Epidermis. 2. Einzellige Drüsen. 3. Nackendrüse. 4. Spirakulumdrüse. 5. Fußdrüse. 6. Schale und Schalenbildung.

Die histologische Abgrenzung des Körpers der Evertebraten nach außen bildet ein einschichtiges Epithel. Es überzieht die gesamte Körperoberfläche und die ektodermalen Einstülpungen wie Mundhöhle und Enddarm. Seine Mächtigkeit schwankt in weiten Grenzen. Bei den Vitrinen und den meisten Gasteropoden überhaupt erreicht es maximale Höhen in den schalenbildenden Leisten der Mantelrinne, den Lippen und der Mundhöhlenfalte, die den Kiefer trägt. Es wird stellenweise zum kubischen, unter der Schale zum Plattenepithel, wo es als feine Haut den Eingeweidesack umhüllt. Auf den meisten anderen Regionen des Körpers ist es ein Zylinderepithel mittlerer Höhe, das sich nur an einigen Stellen des Mantels wieder erhöht resp. erniedrigt; und zwar ist es gedrückt kubisch auf der Unterfläche des Mantels, dagegen zu langen, polwärts untereinander gelösten, hohen Zylinderzellen in den Teilen der Mantelrinne ausgezogen, die dem schalenbildenden Polster gegenüberliegen (Textfig. 11). Die Basalmembran der Epidermiszellen ist gleichfalls recht verschieden ausgebildet. An manchen Stellen, wo Druck ausgeübt wird, wie unter der Kieferleiste oder der Mantelrinne, ist sie kräftig. An anderen Punkten, wie unter der Tastplatte des Fühlerganglions, oder über dem eingerollten Schmelzepithel der Radulascheide scheint sie ganz zu fehlen. Eine äußere Hautbewimperung hat sich nur in zwei Zonen erhalten.

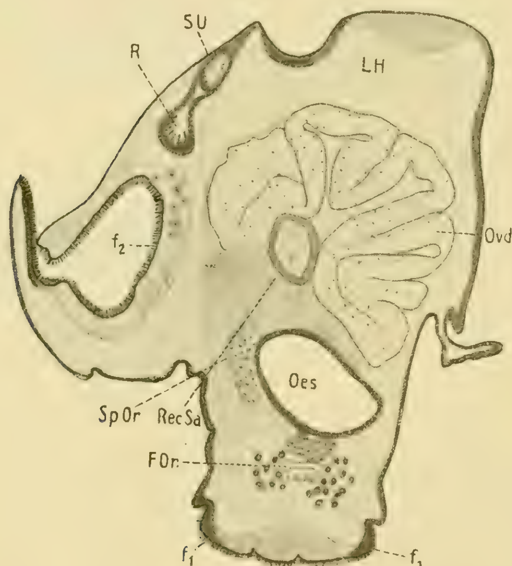


Textfig. 11. Epithel aus der Mantelrinne von Vitrina pellucida.

1. Ist die Sohle außer den teilenden Längsfurchen bis zur Fußsaumrinne bewimpert; deren überhängende Falte ist aber auf ihrer unteren Seite bereits flimmerlos (Textfig. 12, f_1)
2. Trägt der das Spirakulum umschließende Mantelsaum Flimmerzellen, die sich bis an den äußersten Rand des Einschnittes fortsetzen (s. Textfig. 12, f_2).

Im Inneren bereits wären schließlich an dritter Stelle noch die Wimperzellen der Bodenleisten des Fußdrüsenkanals zu nennen.

Alle Zellen tragen eine hyaline, unfärbbare Cuticula, die als direkte Epidermalbedeckung auf den Lippen und in der Mundhöhle ihre größte Dicke erlangt. Ihr entsprechen 1. Periostrakum, 2. Kiefer und 3. Radula; die Entstehung aller drei Differenzierungen ist an eine besondere Zellzone gebunden, wobei wieder 1 und 3, solange jene Bildungszone aktiv ist, nach hinten resp. nach vorn verschoben werden. Bei der Kieferleiste scheint eine dauernde Ergänzung des sich abnutzenden Kiefers in situ stattzufinden.



Textfig. 12. Allgemein orientierender Transversalschnitt auf der Höhe der Lungenhöhle von Vitrina pellucida.

Über die funktionelle Mechanik der Flimmerzellen habe ich keine vollkommene Klarheit gewonnen. Sie tragen gleich den anderen eine ansehnliche Cuticula; aber zugleich sehe ich im Plasma einen Strang vom Kern polwärts laufen, der der Stärke des Flimmerbüschels entspricht. Dadurch wird die Existenz von Poren in der Cuticula, die den Flimmerhaaren den Konnex mit dem lebendigen Plasma gestatten, zum logischen Postulat. Es gelang mir aber nicht, sie mit Ölimmersion und komp. Ok. 8 nachzuweisen. Wohl sieht man an der lebendigen Flimmerzelle, bei Aufsicht, viel helle Basalpunkte auf dunklem Grunde; wohl entsprechen sich jene hellen Punkte und die Anzahl der Wimpern, aber gerade die Bewegung der Zilien beeinträchtigt das Erkennen der Sachlage.

Die Kerne der Epidermiszellen sind Sphäroide von schwach elliptischer Gestalt, die je nach der Orientierung im Schnitt sich der Kugel nähern. Daneben geht aber mit der Streckung der Zelle

bei besonderer Differenzierung auch die Streckung des Kerns vor sich, was die Periostrakumbilder, verglichen mit den anschließenden Zellagen, ebenso die Odontoblasten und das Basalepithel der Radula als Beispiele beweisen. Jeder Zellkern der Epidermiszellen führt einen, nicht stets sichtbaren, aber wohl immer vorhandenen Nukleolus. Bei den embryonalen Zellen fällt er überall als hervorstechendster Bestandteil des Kerns ins Auge. Er bildet das Kapital, von dem während der Lebenszeit der Zelle dauernd gezehrt wird und das wohl partiell erneuert, doch nicht absolut ersetzt werden kann. Denn die Zelle, in der der Nukleolus im Schwinden begriffen ist, ist selbst mehr oder weniger der Auflösung nahe, was sich in verschiedenen Gewebeteilen beweisen läßt. Mit besonderem Chromatinreichtum des Kerns ist auch eine höhere funktionelle Tätigkeit verbunden. So hat z. B. die normale Epithelzelle, die nur als Körperbedeckung fungiert, einen chromatinärmeren Kern als die Zelle der Kieferleiste. Auf die Skulptur der Haut wies ich bereits hin. Sie ist bedingt durch die Schleimbildung der einzelligen Hautdrüsen, die auf dem Körper der Landgasteropoden eine so weite Verbreitung haben.

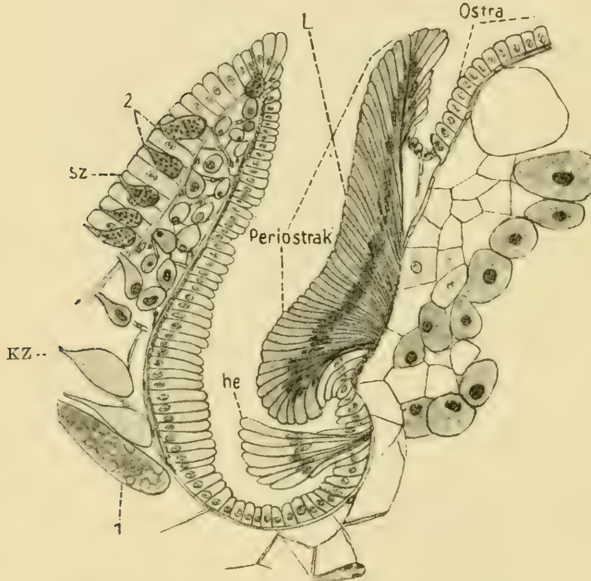
Obwohl diese Drüsenzellen histologisch zum Bindegewebe und nur funktionell zum Integument gehören, seien sie hier erwähnt. Nach Größe wie Zahl hervorstechend sind die oft beschriebenen Schleimzellen. Sie verteilen sich ziemlich gleichmäßig auf die gesamte Oberfläche, fehlen den Augenträgern aber fast vollständig. Ebenso sind die sog. Schleimfurchen drüsenlos, worauf schon Plate (34) hinwies. Und gerade darum stehe ich nicht an, jene Hautrinne für schleimableitende Einrichtungen zu halten, weil durch eigene Sekretion in der Rinne ein Abfluß nur gehemmt würde. Das Vorkommen von Poren neben den intrazellulären Mündungen dieser Drüsen konnte ich nicht feststellen. Ihre Existenz ist ja aber von Nalepa (31) und anderen Autoren sichergestellt. Überhaupt ist es schwer, von der normalen Tätigkeit der Haut ein wahres Bild zu gewinnen, weil durch den ungeheuren Reiz beim Abtöten in der Fixierungsflüssigkeit, auch sicher anormale Sekretion erzeugt wird. Lebendiges Gewebe aber zeigt unter dem Mikroskop nicht viel Detail.

Die Schleimzellen erreichen auf der Ober- und Unterfläche des Mantels die mächtigste Ausbildung. In der Körperwandung selbst sind sie relativ klein, so daß sie das Epithel nach innen nur wenig überragen (Textfig. 13, *sz*). Ferner haben die des Mantels überwiegend eine blasig-schaumige Struktur des Zellinhaltes. Die

kleinen Drüsen der Körperwände und des Fußes aber bilden nur kleinere und weniger Vakuolen und führen stark färbbare, körnige Körperchen, die jenen fehlen.

Danach sind also zwei Arten von Schleimzellen zu unterscheiden (Textfig. 13), die kaum verschiedene Entwicklungsphasen einer Zellform sein dürften. Der Kern liegt bei beiden basal und ist ziemlich klein im Verhältnis zur Zelle. Das Plasma bildet eine wandständige Schicht.

Der ausgeschiedene Schleim ist glashell; weder gelblich, wie bei gewissen Arioniden, noch kreidig-kalkig wie bei Agriolimax. Wohl aber sieht man in dem frisch sich abscheidenden Schleim der lebenden Schnecke eine große Zahl rundlicher, oft spindelförmig zugespitzter Körperchen. Untersucht man ein Zupfpräparat, etwa des Mantels, so findet man jene Körner, die hellgelblich sind und das Licht ziemlich stark brechen, in Trupps von ca. 40—100 Stück in besonderen Zellen zusammenliegen. Sie verschwinden schnell und vollständig nach Zusatz von verdünnter Essigsäure. Man geht also wohl nicht fehl, sie für Kalksalz — $CaCo_3$ — zu halten, dessen Vorkommen ja von anderen Schnecken genügend bekannt ist. — Schon LEYDIG (23) berichtet von ausgestoßenen Zellkernen und Plasmaresten im normalen Schleime der Schnecken. Das weist auf ein Absterben untauglich gewordener Drüsenzellen hin, was wir ja auch aus den Phasen, die das Schnittpräparat bietet, bereits erschließen können. Die maximale Entwicklung der blasig-schau-



Textfig. 13. Transversalschnitt durch die Mantelrinne — Bildungsleiste für das Periostrakum — von Vitrina pellucida.

migen Struktur scheint nämlich auch das Ende der Tätigkeit zu bedeuten, denn nur selten war es mir möglich, auf diesem Stadium der Riesenzellen noch einen Kern zu entdecken. Es erhebt sich nun die folgende Frage wegen ihres Ersatzes: Bleibt an Stelle des alten, ausgestoßenen Zellkörpers eine lakunäre Masche der Cutis zurück und schließt sich das Epithel darüber wieder zusammen, oder findet eine Einwanderung junger Bindegewebszellen und ihre gleiche Entwicklung an alter Stelle statt? Ich habe Gründe, die Einwanderung zu verneinen und anzunehmen, daß sich die jungen Bindesubstanzzellen in ihrer primären Lage als Ersatz entwickeln und stets ein neuer Durchbruch durchs Epithel als Ausführungsgang erfolgt. Der absolute Beweis ist nicht zu erbringen, weil uns jedes Präparat nur ein jeweiliges Stadium zeigt. Man müßte lebendiges Gewebe längere Zeit beobachten können, ähnlich den Carrelschen Versuchen. Man kann aber deutlich sehen, wie sich entwickelnde Bindegewebszellen der bekannten großen, ovoiden Form einen halsartigen Fortsatz nach der Epidermis vorschieben, deren Zellreihe jedoch noch nicht durchbrechen.

Die sog. „Eiweißzellen“ mit homogenem zusammenhängendem Zellinhalt sind verstreut und weniger häufig (Taf. IV, Fig. 1). Sie liegen dichter im vorderen Teil des Fußes und im Mantel, fehlen dagegen den eigentlichen Körperwandungen fast vollkommen. Sie führen einen großen runden Kern, stattlichen Nukleolus und granuliertes Plasma.

Die dritte Zellart dieses Typus, die Kalkzellen, sind bei den Vitrinen am spärlichsten. Der Kalk ist, wie oben beschrieben, nur im lebensfrischen Präparat in Form von ansehnlichen Körnchen deutlich sichtbar. Er fehlt natürlich im Präparat, das mit Säurezusatz fixiert ist. Hier findet man dann außer den zwei Schleimzellenformen und den Eiweißzellen einen dritten Typus von der Gestalt und demselben plasmatischen Bau wie bei den Eiweißzellen (Textfig. 13, *KZ*). Wir haben offenbar in letzter Zellform die Kalkzellen zu sehen.

Der Inhalt der Schleim- und der Eiweißzellen färbt sich mit Indigokarmin rosa, unterscheidet sich aber scharf durch seine Struktur. Das Plasma der Kalkzelle färbt sich mit Hämalaun blau, ein Sekret fehlt.

Den Kern finde ich basalständig und meist groß und blaß, also relativ chromatinarm.

Die erwachsene V. diaphana aus dem Lauchagrund zeigt für alle drei Zellformen eine auffallende Armut gegen die anderen

Spezies. In den jungen Tieren aller Arten stehen sie naturgemäß mit der schwachen Ausbildung des Bindegewebes überhaupt noch zurück. Im Embryo fehlt bis kurz vor dem Ausschlüpfen die Differenzierung noch ganz. Beim jung ausgekrochenen Tier bilden sich die Eiweißzellen zuerst.

Das zuerst von Beck (4) für die Gattung Buliminus als Nackendrüse beschriebene Drüsenfeld kann ich auch für alle Vitrinen, die ich untersuchte, konstatieren. Desgleichen finde ich es in ähnlicher Ausbildung bei den Limaces und Agriolimaces (Limax tenellus und Agriolimax laevis). Es scheint also viel allgemeiner zu sein, als man bisher weiß.

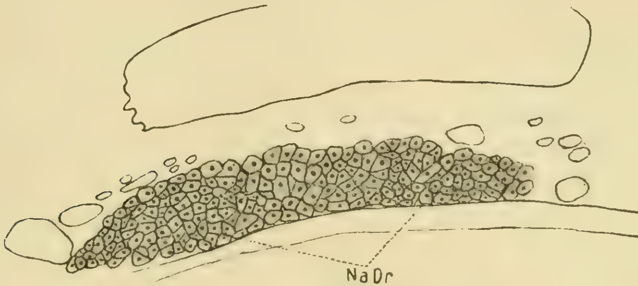
Seine Ausdehnung nach hinten reicht über die Mantelrinne hinaus, in den linken Schalenlappen hinein. Es ist der Komplex mit einem spitzen Winkel zu umgrenzen, der sich nach vorn, vor dem Nackenwulste öffnet. Im Gegensatz zu Becks Beschreibung und Abbildung zeigten sich bei den Vitrinen die weitaus größte Mehrzahl der Drüsenzellen, die dichtgedrängt die ganze obere Breite des Mantels einnehmen, nicht in Aktion, sondern in einem Zustand wie ihn Taf. IV, Fig. 2 darstellt. Nur peripher konnte ich im Drüsenkomplex die Phasenbilder beobachten, die die Zellen als „Eiweißzellen“ charakterisieren lassen und die Beck abbildet.

Bei den zwei Gebirgsformen, V. diaphana und V. brevis, ist das ganze Drüsengebiet ziemlich schwach entwickelt. Von ungefähr gleicher Stärke wie bei V. pellucida ist es aber bei V. elongata, die sich hierin also von den Semilimaces entfernt.

Die einzelnen Zellen sind große wohlentwickelte Bindesubstanzzellen, deren Gros als noch funktionslose Reserve die mittleren Mantellappen so dicht erfüllt, daß sich die Zellkörper aneinander polygonal abplatten (Textfig. 14, *NaDr*). Der Kern ist groß und stumpf eirund, meist leicht exzentrisch gelagert und besitzt einen auffallenden Nukleolus. Die Plasmastruktur dieser noch inaktiven Elemente besteht in einem feinen Gerüstwerk, zwischen dem feine Punktsubstanz sichtbar ist. Die sezernierende Zelle aber ähnelt ganz und gar der typischen Eiweißzelle, so daß wir die „Nackendrüse“ eben als ein Drüsenfeld von jenen einzelligen Hautdrüsen ansehen können.

Die Erklärung ihrer Funktion von Beck leuchtet ein; daß sie nämlich eine Gegend größter Reibung und fast dauernder Bewegung geschmeidig zu erhalten haben.

Ein gleich ausgedehnter, ganz ähnlicher Zellkomplex umschließt, bei allen vier Vitrinen- wie den Limax-Arten, die ich unter-



Textfig. 14. Ausdehnung der Nackendrüse bei Vitrina elongata.

suchte, gleich auffällig, das Spirakulum (Textfig. 15). Es wundert mich, daß er für die Helix-Arten nicht angegeben wird. Er dehnt sich einereits im Basalgebiet des rechten Schalenlappens, wie im Hinterende der Kapuze, die die andere Seite des Atemloches bildet, in bedeutender Weite aus, so daß auch der Atemgang nach vorn zu von jenen Zellen flankiert ist. Es sind ganz ähnliche drüsige Bindegewebszellen wie die eben beschriebenen (Taf. IV, Fig. 3). Auch bei ihnen zeigen wieder nur Exemplare die am Rande liegen, intensive sekretorische Tätigkeit und gleichen in diesem Stadium vollkommen den vorigen. Nur liegen sie nicht ganz so eng wie die der Nackendrüse, so daß jede Zelle in ovoider Gestalt erscheint. Ich





Textfig. 15. Drüsenfeld am Spirakulum bei derselben Art.

schreibe diesem zweiten Drüsenfeld die wichtige Aufgabe zu, das Atemloch bei seinen dauernden Kontraktions- und Öffnungsbewegungen feucht zu erhalten.

So bleibt uns noch die Fußdrüse und Schale. Der Fußdrüsenkanal ist vorn fast so breit wie die obere Sohlenlippe, auf der er sich mit einer allseitigen Flimmerbahn öffnet. Seine Breite nimmt nach hinten schnell ab, dabei erhöht sich aber das Lumen.

Der Länge nach durchzieht er den Fuß nicht bis zur Schwanzspitze, sondern hört bereits ein Stück hinter der Schwanzmulde als Kanal, die ganze Drüse noch eher auf zu existieren. Der Durchschnitt des mittleren Ganges hat in der Regel beim Embryo wie erwachsenen Tier ein trapezförmiges Profil, dessen schmale Basis ventral gestellt ist. Weiter hinten verwischen sich die Formen mehr und mehr, so daß der Endteil fast drehrund oder zylindrisch zu nennen ist.

Hervorheben möchte ich nur drei Momente, da die allgemeinen Tatsachen hierüber durch ANDRÉE, PLATE, SIMROTH, SARASIN und andere Autoren ziemlich genau bekannt sind.

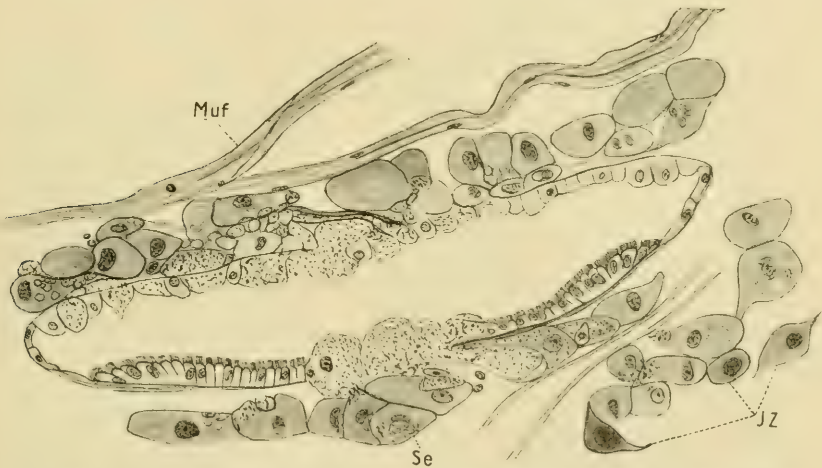
1. Das am Boden leistenartig erhobene Flimmerepithel vertieft sich erst allmählich, im Verlaufe des Kanals nach hinten, zu der stets genannten, bei den Vitrinen ziemlich scharf gekerbten Mittelrinne, wobei zugleich die Leisten sich erhöhen und seitlich überwölben. Der vorderste Teil der Wimperzellenlage bedeckt vollkommen eben den Boden des zu einem breiten Querspalt verzogenen Lumens.

2. Im ersten Viertel bis Drittel der Drüsenlänge liegen fast alle Drüsenzellen oberhalb des Kanals (vgl. PLATE bei Daudebardia). Ihr Sekret mündet durch das Dach des Drüsenkanals ein (Textfig. 16). Erst allmählich findet die Umlagerung ventralwärts unter den Ausführkanal und zu beiden Seiten des noch tiefer liegenden venösen Pedalsinus statt. Auf diese Tatsache beziehen sich also wohl die Worte ANDRÉES für Clausilien und Buliminen, die BECK nicht für Buliminus zutreffend fand: „Chez les Clausilies et Bulimines, les „masses superieurs" sont délimitées, compactes et flottant dans la cavité du corps." — Ähnlichen drüsigen Zellpaketen werden wir im sekundären Cölom begegnen.

3. Finde ich im gewöhnlichen kubischen Epithel des Daches des Fußdrüsenlumens die von MEISENHEIMER (26) für Helix pomatra, von ANDRÉE auch für V. pellucida bereits erwähnten Zellen. Sie befinden sich erst im mittleren Teile, sind bedeutend größer als die Epithelzellen, meist dreieckig, leicht bogig zugespitzt und mit

breiter Basis (Taf. IV, Fig. 4a und 4b). In der Zelle sieht man ein bis drei an den Kern gelagerte Vakuolen. Der Zellinhalt ist vollkommen homogen und färbt sich mit Hämatoxylin rot, während die eigentlichen Fußdrüsenzellen sich blau färben.

Die zythologischen Vorgänge bei der Sekretion sind hier wie dort leicht bemerkbar und ja bereits viel untersucht. In Textfig. 16, *Se* ist sichtbar, wie der Kern auf der Seite, wo die Sekretion stattfindet und die ersten dunklen Körner in der vakuolisch verdünnten Plasmamasse auftreten, eine Aushöhlung erleidet, wobei zugleich der Chromatinverlust zunimmt. Andrée gibt in seiner Zeichnung des Fußdrüsenquerschnitts, die in Simroths „Pulmonata" (Taf. IX)



Textfig. 16. Schnitt durch den vordern Teil der Fußdrüse bei Vitrina pellucida.

übergegangen ist, außer den gewöhnlichen Epithelzellen drei Zellarten an, von denen ich zwei korrigieren muß:

1. nennt er runde Zellen unter dem Wulste. Es sind nichts weiter als die jungen Bindegewebszellen, wie sie allerdings im Gewebe, gerade in dem des Fußes dicht verstreut, oft angehäuft, liegen. Sie kommen wohl als späterer Ersatz der Fußdrüsenzellen in Betracht, haben aber mit der jeweiligen Funktion der Drüse nichts zu schaffen;

2. zeichnet er „sanduhrförmige" Zellen mit Lücken für die Hälse der Schleimdrüsen. Er meint damit die Wimperzellen der Bodenleisten. Ich halte das Bild für eine Schrumpfungserscheinung der Zelleiber, die ich selbst hier und an anderen Gewebeteilen, so an der Bildungsleiste in der Mantelrinne erlebt habe. Basis

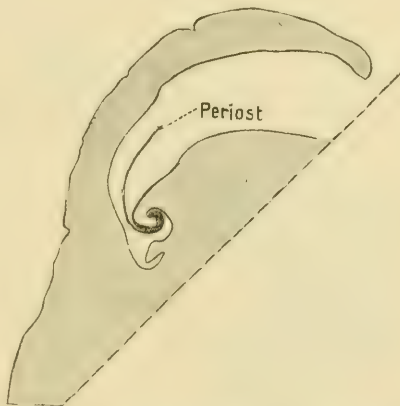
und Pol der Zelle, die etwas festeres Gefüge haben, bleiben ziemlich erhalten, während die Mittelwand in sich zusammensinkt. So kommt die „Sanduhrform“ zustande. Die Einmündung der einzelnen Drüsen ins Lumen erfolgt ganz nach der Art, wie die einzelligen Hautdrüsen durchs Epithel nach außen münden. Die dritte Zellart Andrées sind die vakuoligen Epithelzellen. Hier halte ich nur den Ausdruck Simroths — „Epithelzellen“ — für verfehlt, da wir sie wohl auch schwerlich anders denn als eingewanderte oder eingeschobene Bindegewebszellen deuten können, da alle derartig drüsigen Elemente des Schneckenkörpers bindegewebiger Natur sind. Eine Schwanzdrüse kommt Vitrina ebensowenig zu wie Limax. Sie ist bekanntlich typisch für Arion.

Die Untersuchung der Schalen konnte ich leider nicht mit wünschenswerter Genauigkeit durchführen, weil die höchstens 80 μ dicke Schale ein Orientieren von Längs- und Querschliffen sehr erschwert. Ich untersuchte so nur die Bruchprofile unter dem Deckglas zerbrochener kleiner Schalenstücke in vollem und abgeblendetem Lichte. Die Schichtenlagerung wie gegenseitige Abgrenzung ließ sich sehr gut erkennen und man vermied bei dieser Methode die Störung durch die erst durch den Schliff erzeugten Streifen und Risse, die auch ein fein polierter Schliff noch im mikroskopischen Bilde erzeugen muß. Das Profil bei V. pellucida wie bei V. elongata zeigte deutlich zwei Schichten, ungerechnet des Periostrakum. Beide Schichten schneiden sich unter stumpfem Winkel. Auf die Schalenhaut folgt als erste das nach der Stärke beträchtlichste Ostrakum, das aus senkrecht gestellten, faserigen Kristallsäulen, den Stalaktiten, aufgebaut ist. Die Struktur erinnert sehr an die Konchyolinsäulchen des Kiefers. Das darunter ruhende Hypoostrakum, das also höchstens halb so dick ist, ist schräg gelagert und streicht nach unten in eine fein gekörnelte Oberfläche aus, die bei etwas älteren Schalen schwachen, milchigen Perlmutterglanz zeigen kann. Die Interferenzfarben sind wahrscheinlich nur durch die Zartheit dieser Schicht verursacht, da sie allen anderen Landschnecken (Pulmonaten) fehlen sollen.

Bei V. diaphana-Lauchagrund ist die Schale so dünn, daß es unmöglich war, sie intakt vom Tiere herunterzudrehen. Sie zeigte auch bei den frisch gefangenen Tieren hier und da Einbeulungen, ohne daß diese einen sichtbaren Bruch der inneren Kalkschicht hervorgerufen hätten.

Für den Schalenbildungsprozeß sind besonders differenzierte Zellen zu finden. Die Bildner des Periostrakums (Fig. 17) sitzen ganz im Grunde der Mantelrinne auf einer Leiste von dreieckigem Profil (Textfig. 17, *S*). Die Schalenhaut ist auf den letzten Zellen dieses Dreiecks, die nach unten liegen und leicht nach innen eingerollt sind, befestigt, d. h. hier liegt der erste Anfang des Bildungsherdes, der von den hohen, chromatinreichen Zellen des Dreiecks dargestellt wird.

Die Zone für die Abscheidung der Konchyolinhaut, deren Bildung sich an einen bestimmten Streifen bindet, ist also sichergestellt und durch die Zeichnungen (Textfig. 17) klargemacht. Dadurch wird auch die Behauptung Jacobis, die ich Simroth entnehme, daß nämlich nach dem Ausschlüpfen die Mantelrinne nichts mehr mit der Schalenbildung zu tun habe, glatt widerlegt. Denn wie ist ein Verwachsensein des Schalenrandes mit dem fraglichen Teile und zugleich ein Wachsen des Körpers in der Schale anders möglich? Wenig sicher scheint mir nach dem Befunde bei den Vitrinen auch Simroths Auffassung, die das Hereinziehen des Schalensaumes in die Rinne als sekundäre Erwerbung des Embryos erklärt.

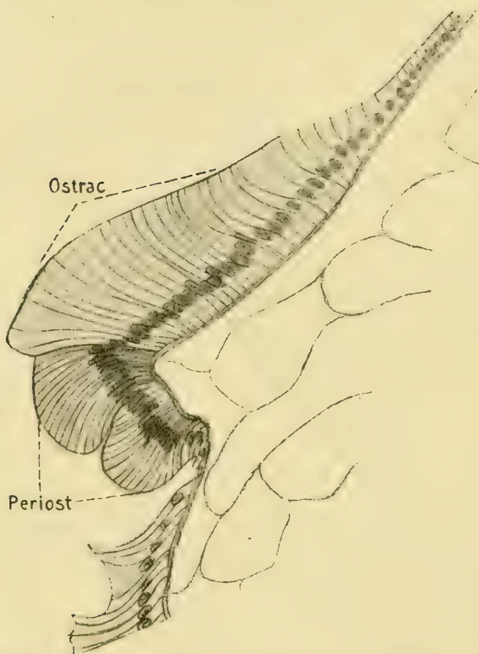


Textfig. 17. Transversalschnitt durch die Mandelrinne von Vitrina diaphana, um die Befestigung des Periostrakums auf seiner Bildungsleiste zu zeigen.

Es fragt sich nun, wo entstehen die Kalkschichten? Aus der Sachlage bei den Vitrinen möchte ich vermuten, daß Beck sich im Irrtum befindet, wenn er besonders das Ostrakum Schicht 1 als Bildung der Mantelrinne erklärt, trotzdem Anwachsstreifen usw. eindringlich auf einen festen Entstehungsgürtel weisen. Bei den Vitrinen reicht nämlich der Kalk gar nicht an die Bildungsleiste in der Mantelrinne heran! Und wie wäre eine zusammenhängende Abscheidung möglich, wenn der jeweilige Zustand einen breiten Hautsaum als Lücke dazwischen deutlich zeigt? Bei V. pellucida ist dieser Hautsaum noch am schmalsten, so daß am Ende die Zellen, die dicht hinter der Leiste liegen (Textfig. 13, *Ostra*) als

kalkabscheidend in Frage kommen könnten. Auf dem Sagittalschnitt (Textfig. 20) tritt es noch deutlicher hervor, daß wir es hier mit zwei Zellformen zu tun haben. Ob aber die hintere Zone blasser Zellen Kalk abscheiden kann, vermag ich nicht zu beweisen (Textfig. 18).

Bei den anderen drei Formen ist das ausgeschlossen, weil hier das Bildungspolster, das sich ja wesentlich gegen das übrige Epithel abhebt, nach unten in der Rinne verlagert ist (Textfig. 17). Die schmiegsame Konchyolinhaut vermag nun freilich sehr wohl um die Kante der Leiste herumzugleiten und sich oben wieder gerade zu strecken. Für eine Kalkschicht wäre das schlechterdings ausgeschlossen. Ich weiß also nicht, wo das kalkerzeugende Epithel zu suchen ist, wenn nicht auf einer breiteren Zone der Körperhaut unter der Schale überhaupt! Dafür spricht auch SIMROTHS Ansicht, der das Vermögen der Kalkabscheidung fast allen Teilen der Schneckenhaut zuschreibt. Und dafür sprechen ferner, was mir zwingender erscheint, alle regenerierten Stellen der Schneckenschalen, die hinter der Mantelrinne gelegen, stets mit Kalk regenerieren, nie eine Konchylinhaut zu bilden vermögen, als wäre dem Epithel des Intestinalsackes die Fähigkeit der Kutikularabscheidung in langer Entwicklungsreihe schon lange verloren gegangen. Hieraus ist der wichtige Schluß zu ziehen, daß die Konchyolinhülle phyletisch älter ist und überhaupt das primäre, die Kalkverstärkung eine viel spätere Erwerbung, speziell bei unseren Landschnecken.



Textfig. 18. Sagittalschnitt durch das schalenbildende Zellpolster von Vitrina pellucida.

Die Verschiedenheit der Schichtenlagerung von Ostrakum und Hypoostrakum vermag ich also für die Gebirgsvitrinen nicht zu erklären. Für V. pellucida muß es nach dem Bilde Textfig. 18 I so scheinen, daß bei Leiste I das Periostrakum, bei II das Ostrakum und Hypoostrakum gebildet wird und zwar gerät das Hypoostrakum in die schräge Lage, weil es zeitlich erst nach dem Ostrakum von derselben Zone abgeschieden wird, so daß durch das bei Vitrina dauernd fortschreitende Wachstum eine leichte Verschiebung, und zwar schräg nach hinten für diese letzte Schicht eintreten muß.

Schalenverletzungen wie demzufolge Regenerationen scheinen bei den Vitrinen selten zu sein. Größeren Feinden fällt ja stets das ganze Tier zum Opfer. Myriapoden fressen einfach das Tier aus der Schale heraus. Mir ist darum kein Fall bei allen gesammelten Tieren bemerkbar, noch durch die Literatur bekannt geworden.

Die Frage, ob ein Epiphragma gebildet wird, wäre nur für V. pellucida zu stellen, weil für die anderen die Schale als Gehäuse nicht mehr in Betracht kommt. Aber auch bei V. pellucida habe ich nur den gläsernen Schleimring beobachtet, mit dem sich die Tiere gegen Austrocknungsgefahr an die Wände des Terrariums heften. Ihr Wohnort wie das Wegfallen einer Winterruhe macht solche Einrichtung weiterhin überflüssig. Sie wird nämlich, meines Erinnerns, von Rossmässler (43) — oder von Clessin — behauptet. Es wäre also höchstens an eine Sommerruhe in der heißeren und trockeneren Zeit zu denken. Aber dem widerspricht wieder der Wohnort, der auch im Sommer, wenigstens in geringer Tiefe schon, genug Feuchtigkeit bietet und zweitens die Tatsache, daß man ein wirklich verkapseltes Tier in der Natur noch nicht gefunden hat.

Gegen Kälte sind sie nicht zäher als andere ungeschützte Landschnecken. Bei 7° C Nachttemperatur erfror mir der Teil der Tiere, die alle in einem Kasten mit feuchtem Laub gesessen hatten, soweit der Frost gedrungen war. Die übrigen, die tiefer saßen, waren verschont geblieben.

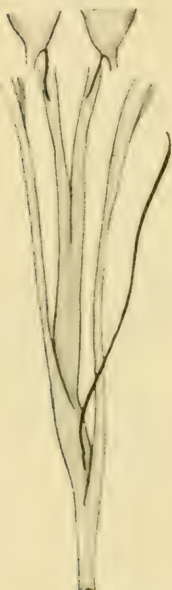
V. Muskulatur und Bindegewebe.

A. Muskulatur.

Von der Muskulatur werde ich hier im wesentlichen nur das Retraktorensystem des Kolumellarmuskels besprechen, vom Binde-

gewebe ebenso hauptsächlich sein Vorkommen und seine verschiedenen Funktionen, weniger den feineren histologischen Aufbau.

Das Retraktorensystem ist zum Teil bezüglich seiner Geschlossenheit rückgebildeter als bei typischen Gehäuseschnecken. Es gibt nun aber nicht die laufenden Übergänge von Helicolimax — also V. pellucida — zu den Semilimaces, die man erwarten sollte, sondern das Kolumellarsystem von V. elongata ist geschlossener als das von V. pellucida (Textfig. 19 u. vgl. Textfig. 10). Nur bei jener vereinigt sich das Retraktorenbündel zu einem schmalen, spitz auslaufenden Bande, das durch Bindegewebe leicht mit der Körperhaut wie mit der Schalenspindel verwächst, so daß es aus diesem Grunde nicht gelingt, die Schale vom toten Tiere abzudrehen, was bei der typischen V. diaphana wie bei V. pellucida relativ leicht möglich ist. Nach Wiegmann verhält es sich bei V. brevis genau so wie bei V. elongata. Der Fußretraktor ist dagegen nur bei der V. diaphana aus dem Lauchagrund noch fest mit dem Bündel verwachsen.



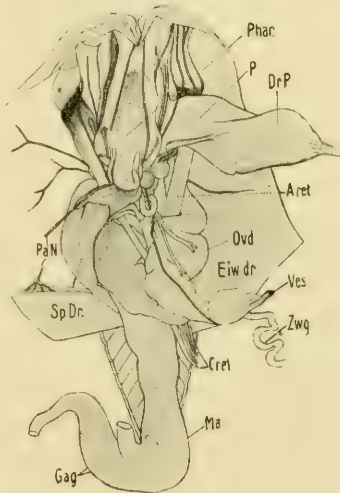
Textfig. 19. Kolumellarmuskel von Vitrina elongata mit dem symmetrischen Pharynxretraktorennerv vom Zerebrale und einem Nervenzweig vom ersten rechten Parietalnerven.

Auf zweiter Stufe steht V. pellucida hiernach. Bei den Semilimaces (V. elongata, V. diaphana Drap.) ist er von vornherein eine strahlig breit in den Fuß dringende Muskellage, deren Elemente sich nicht mehr zu einem geschlossenen Bande vereinigen. Der weitere Verlauf und die Anordnung der Fasern im Fuß scheint mit der, die Simroth für die Nacktschnecken an Limax cineroniger beschreibt, so ähnlich zu sein, daß ich auf weiteres hierüber verzichte. Nur eins ist zu erwähnen. Die segmentale Ordnung des motorischen Systems in der Längsachse der Sohle, die durch Biedermann verständlich wurde, als er regelmäßig angeordnete Ganglienknoten mit der Bewegung in Beziehung setzte, zeigt sich besonders gut an Tieren, die mit Zyankali getötet wurden. Es ist dann die ganze Sohle durch Querfurchen aufgeteilt. Die Gliederung und Zahl der Bündel des Retraktorensystems für den Kopf entspricht im Prinzip dem allgemeinen Schema bei den Landpulmonaten. Es sind 2 — 2 Fühler-

retraktoren und 1 + 1 Pharynxretraktoren. Das Doppelband der letzteren vereinigt sich auf halber Länge. Abweichungen gibt es hinsichtlich der Verschmelzung und der Lage zu den anderen Organen.

1. Die einzelnen Stränge, also drei, sind bis zum Ende unverbunden oder nur ganz locker durch Bindegewebe vereinigt bei V. pellucida und V. diaphana, so daß Fühler- wie Pharynxretraktoren als spitz ausgefaserte Bänder am Ende nebeneinander liegen (Textfig. 20, *C.rct*). Bei V. pellucida fand ich noch zwei ganz feine Muskelbänder, die vom Retraktor des großen Fühlers jederseits abzweigend sich im Bindegewebe des Nervenringes inserierten. Sie sind bei ihrer Feinheit leicht zu übersehen und scheinen nicht konstant aufzutreten. Ihre Funktion als Retraktoren des Nervenringes wäre absolut verständlich.

2. Bei V. elongata und V. brevis laufen alle drei Stränge in ein Band zusammen; und zwar vereinigt sich zuerst der linke Fühlerretraktor mit dem des Pharynx, erst weiter hinten auch der rechte (Textfig. 19).



Textfig. 20. Anatomisches Übersichtsbild von Vitrina diaphana. 23mal vergr.

3. Bei allen Vitrinen, die ich untersuchte, liegt der r e c h t e Fühlerretraktor zwischen den Genitalien und nicht frei daneben. WIEGMANN gibt für V. pellucida und V. elongata nämlich die letzte Lage an und beansprucht die erstere nur für seine V. diaphana affinis Lauchagrund und V. diaphana von Wernigerode-Harz, die typische Form.

Diesen Widerspruch kann ich nur aus der größeren Unvollkommenheit der älteren Präparierinstrumente erklären.

Die Sache liegt so:

Seziert man unerwachsene Tiere von V. pellucida, so findet man den rechten Fühlerretraktor zwischen Vagina und Rezeptakulum, und zwar in so inniger Bindung, daß sich der Blasenstiel um den Muskelstrang spiralig herumlegt, und die Rezeptakulumwandung selbst sich in tiefer Kurve in ihn einschmiegt. Darüber wie darunter liegt die Masse des aufgetriebenen Eileiters,

in die erst wieder der noch nicht funktionstüchtige Penis sich bettet. Beim geschlechtsreifen Tier löst sich diese enge Verbindung teilweise, doch nicht in dem Maße, wie WIEGMANN angibt. Man muß ihn stets durchschneiden, um den Genitaltrakt nach rechts hinüberschlagen zu können.

Diese letztangegebene Lage gilt auch für V. elongata. Für V. diaphana ist sie von WIEGMANN selbst beschrieben (Textfig. 20, *Aret*).

Bei der Kleinheit der Tiere sind eben einmal durch die oft krampfhafte Verlagerung einzelner Organe beim Abtöten, andererseits durch wiederholte Kopulation Momente gegeben, die zu Irrtümern führen können.

Als Abkömmling des Hautmuskelschlauches ist die Muskulatur des Nackenwulstes zu betrachten, von wo aus der Mantel mit Fasern bedient wird. Die Muskelstränge ziehen, sich im Nackenwulst unter spitzen Winkeln kreuzend, nach vorn auf den Hals, die Mantelkapuze und die übrigen Mantelteile. Auffällig ist eine besondere Anordnung im rechten Schalenlappen. Hier sieht man ein regelmäßiges Gitterwerk auf einander senkrechter Fasern, die sich allem Anscheine nach unter sich so verschieben können, daß ihr Kreuzungswinkel verändert wird. So wird die dauernde Gestaltsveränderung dieses originellen Mantelteiles leichter begreifbar.

Alle Muskeln bestehen aus glatten elastischen Schläuchen, an die sich außen gestreckte, längliche Kerne anlegen, deren plasmatische Zone sich teilweise in das Innere der kontraktil-fibrillären Schläuche verlagert. In zwei Fällen, einmal bei V. elongata im Pharynxretraktor, das zweite Mal bei V. brevis in Fühler- wie Pharynxretraktoren wurde eine scheinbar temporäre Querstreifung der Muskelzellen beobachtet.

Nach der Sachlage bei V. elongata blieb das ganze Phänomen unsicher, denn nur in der Zone, wo der Muskel leicht schräg geschnitten war, sah man die verdunkelten, leicht verdickten Querringe respektive -bänder. An anderer Stelle desselben Muskels, wo die Schnittrichtung parallel zum Muskel lief, war nichts besonderes mehr zu sehen. Bei V. brevis war die Erscheinung deutlicher und entsprach etwa dem Bilde, das bereits C. BECK (4) auf Taf. VIII von Buliminus gegeben hat. Die Erscheinung ist deshalb als vorübergehend und nicht etwa konstant wie bei Cephalo-

poden, Insekten und Vertebraten aufzufassen, weil sie in allen anderen Serien, die nach derselben Methode hergestellt waren, fehlte.

B. Bindegewebe. Speziell die Pigmentierung.

Das Bindegewebe erreicht beim erwachsenen Tier die gleiche Ausdehnung und Differenzierung, die für Helix und andere Schnecken von BROCK (7) und anderen eingehend beschrieben worden ist. Ich vermag es im Rahmen dieser Arbeit nur zu streifen und habe auch histologisch nichts Neues zu melden.

Es findet sich in allen Organsystemen in verschiedenster Form. Die Umwandlung zu den einzelligen Hautdrüsen, nicht Epithelzellen, der Hautoberfläche, zu Pigmentzellen von rundlicher Form und innerer Lage wie anastomosierend-verästelter Gestalt und vorzüglich subepithelialer Lage wurde schon erwähnt.

Ebenso finden sich, besonders im sekundären Cölom Leukozyten, doch meist als runde Scheiben und nicht in der Vielgestaltigkeit, die M. KRAHELSKA (18) beschreibt.

Am allgemeinsten fast und überall verteilt, im Fuße besonders angehäuft, sind die sog. LEYDIGschen Zellen, von den CUÉNOT drei Arten unterscheidet:

1. Glykogenspeicherer in der Leberumgebung. Ich fand sie auch auf dem Mitteldarm.
2. Kleinere. Vakuoliges Plasma mit kleinen, blaßgelblichen Granulis.
3. Kleinere, mit Kalkkonkretionen.

Ich möchte auch hier die augenscheinlich indifferenten, jungen Zellen genannt wissen, von denen man nie mit Sicherheit sagen kann, welcher Funktion sie dienen werden.

Der Verbreitung des Pigmentes habe ich besonders einige Beachtung gewidmet.

Wie ich oben schon andeutete, sind die subepithelialen Pigmentzellen feinverzweigte Zellkörper, die meist mit einfacher Wurzel im Bindegewebe der „Cutis“ liegen und ihre oberen Äste dann nach verschiedenen Seiten flach unter der Epidermis ausbreiten. Im Innern des Körpers, wo das Pigment Nervenbahnen und Gefäße einhüllt und begleitet, sind es dagegen runde Zellen mit diffus im Zellinnern abgelagertem Farbstoffe und relativ kleinem Kerne.

Die Pigmentierung der äußeren Haut hatten wir für die einzelnen Arten bereits kennen gelernt. Wir sahen zusammengefaßt folgendes:

1. V. pellucida — Flachlandtier — zeigt Auflösung der Färbung zu Flecken und Punkten.
2. V. pellucida — aus den höheren Lagen des Grenzgebietes — ist auffallend dunkler als der Vertreter aus der Tiefebene.
3. V. pellucida — Spirakulum und laterale Fußsäume ausgesprochen geschwärzt.
4. Die drei Gebirgsformen V. diaphana, V. brevis und V. elongata haben geschlossene, dunkelschwarzblaue Färbung, die auf der Mantelkapuze am intensivsten ist, sich nach der Sohle zu aufhellt. Gleichfalls heller sind die Unterflächen der Mantelteile. Die Aufhellung kann auf der ganzen Hautoberfläche, über die fleckige Form (SIMROTH) bis zum Albinismus gehen.

Dazu kommt nun die Pigmentierung im Innern, die Berücksichtigung verlangt.

V. pellucida zunächst, ist auch im Körper relativ pigmentarm. Nennenswerte Dunkelfärbung sehen wir nur in dem exponierten Lungengewebe; einen nur zarten Schleier dunkeln Pigmentes um die Zerebralganglien, eine kräftigere, braune Pigmenthülle um die oberen Teile der Fühlermuskeln und der in den Schläuchen liegenden Nerven und distalen Ganglien.

Ganz anders bei den Gebirgsvitrinen.

Eine Schwärzung des Lungengewebes ist wenig sichtbar resp. kaum vorhanden, weil der eigentlich respiratorische Teil der Lunge in die Seiten des Atemraumes verlagert ist.

Öffnet man aber die vordere Leibeshöhle, so fällt einem die überaus kräftige Schwärzung gewisser Teile auf. Es sind das in erster Linie die Muskelscheiden der Fühlerretraktoren. Jedoch erstreckt sich, wohlgemerkt, die Pigmentierung nicht auf den ganzen Muskel, sondern hört nach hinten bald nach dem Eintritt der Nerven — Fühlernerv I + opticus — auf; und zwar entweder allmählich bei V. elongata, V. brevis und der typischen V. diaphana, oder scharf abgesetzt bei der Vitrine aus dem Lauchagrund. In zweiter Linie sind die Kopfnerven, die vom Cerebrale ausgehen, die Cerebralganglien selbst und die arteriellen Gefäße, die im Kopf und vor allem zum 1. Fühlerpaar laufen, pigmentiert. Diese

intensive Innenfärbung genannter Teile fand SIMROTH auch bei einem albinotischen Exemplar, der Varietät V. albina von V. diaphana vom Rottmoorferner (Obergurgl) 8200 Fuß hoch.

Wenn sie hier also äußerlich fehlt, innen aber in gleicher Stärke wie bei den anderen erhalten ist, so möchte man daraus schließen, daß die innere Pigmentierung für das Tier wichtiger ist als die äußeren.

Nun die negative Seite des Tatsachenbestandes.

Bei all den stark pigmentierten Tierarten vermißt man ebenso wie bei V. pellucida das Pigment auf den Visceral- und Pedalganglien wie deren peripheren Nerven. Ebenso fehlt es den starken arteriellen Gefäßen des Intestinalsackes, wie der Leberarterie.

Die Deutung als Schutzfärbung haben wir bereits ausgeschaltet. Das Problem muß also scheinbar rein von der physiologischen Seite gefaßt werden. Es ist aber auch kaum angängig, die beschriebene, verschieden verteilte Pigmentierung, etwas bloß als eine sekundäre Bildung oder Reaktion auf das Licht oder die Feuchtigkeit aufzufassen. Dazu ist

1. die Verteilung zu differenziert,
2. steht sich Gebirgstier und Flachlandtier so gegenüber, daß das erstere weniger Licht erhält und mehr Pigment aufweist, letzteres sich gerade umgekehrt verhält.

SIMROTH, der, wie gesagt, sich viel zu der Frage geäußert hat, hat dies auch sehr wohl gewußt, trifft aber dennoch bei der Erklärung, nach meiner Meinung wohl das Verkehrte. So sagt er zunächst wörtlich bezüglich der Retraktorenfärbung auf p. 353 seines Bandes über die Pulmonaten: „....es gibt keine Blässe. So nahe es liegt, die Dunkelung der Fühler und ihrer Rückziehmuskeln als der exponiertesten und durchleuchtetsten Körperteile dem Licht zuzuschreiben, ...so sehr verliert der Gedanke an Halt ....denn die Zeichnung ist dieselbe, mag die Schnecke in der Sonne leben, mag sie, wie Daudebardien, Vitrinen, Hyalinen das Licht scheuen.“ Eine Vermischung von Richtigem und Falschem findet sich auf p. 158 des gleichen Bandes. Er erklärt dort die Schwärzung der Tentakelretraktoren durch den Blutdruck. Ebenso die Dunkelung des Kopfes und der Hautstreifen, wo die Retraktoren laufen. Hier wäre sofort zu fragen, warum die Pharynxretraktoren und deren Gleitbahn nicht geschwärzt sind.

Zunächst muß man, eines Erachtens beim Suchen der Gründe, schärfer sondern.

Blutdruck respektive besondere physiologische Funktionen zur Pigmentablagerung sind nur die Reaktionen des Organismus auf äußere Einflüsse irgendwelcher Art, nicht die primäre Anregung, die bestimmende Ursache des Vorganges selbst, die stets von außen kommt. Das ist aber hier verwechselt. SIMROTH kommt dann auf der gleichen Seite zu dem Resultat, daß von außen Licht und Wärme schlechthin das bestimmende seien und führt ein ähnliches Beispiel wie ich an, daß nämlich Arion und Limax maximus im Gebirge dunkler sind. LEYDIG wollte die Feuchtigkeit für Pigmentreichtum haftbar machen, was SIMROTH an dieser Stelle widerlegt. In der Naturgeschichte der Nacktschnecken hatte SIMROTH bereits einen ganz ähnlichen Standpunkt vertreten. Die definitive Erklärung war, daß die stärkere Pigmentierung der vorderen Teile eine Koinzidenz mit dem Blutdruck sei. Es liegt derselbe Fehler zugrunde, den ich eben besprach.

Ich habe zu der Frage folgendes zu sagen: der absolute Beweis ist nur durch das physiologische Experiment, nach verschiedenen Seiten unternommen, zu erbringen.

Die äußeren Ursachen für die Pigmentierung scheinen mir nicht einheitlich zu sein.

Das Pigment im Lungengewebe und in den Wänden der vorderen Gefäße halte ich in erster Linie für eine Einrichtung gegen die Wirkung der Lichtstrahlen; denn eine Stütze für diese Ansicht finden wir bei Helix. Helix fruticum hat eine dünne, durchscheinende Schale und stark pigmentiertes Lungendach. Helix nemoralis z. B., selbst die Formen mit stark gefärbtem Gehäuse, haben wenig Pigment in der Lunge bei bedeutend stärkerer Schale. Für Wärmestrahlen sind die Kalkschalen beider Arten gleichmäßig gute Leiter, doch nicht für das Licht.

Eine zweite Stütze liegt darin, daß die Leberarterie, die stets auf der dem Licht abgekehrten Seite sich findet, pigmentfrei ist. Sie widerlegt auch zugleich die Annahme, daß es der Blutdruck schlechthin sei, der Pigmentablagerung begünstige.

Für die Färbung der Haut und der nervösen Elemente kann ich mir dagegen nur das Wärmebedürfnis als Agens denken. Und zwar kommt es dem Organismus hier nicht darauf an, fernzuhalten, wie vorhin das Licht, sondern aufzusaugen was an Wärmestrahlen erreichbar ist.

Es muß dabei auffallen, daß die stärker innervierten Teile, wie die Zone um das Spirakulum und die Fußsäume am intensivsten

pigmentiert sind, andererseits die Pigmentierung sich im Innern findet, auch wenn sie der Hautoberfläche fehlt, wie der angeführte Fall der alpinen V. diaphana var. albina beweist.

Der Wahrscheinlichkeitsbeweis für meine Auffassung finde ich in folgenden Punkten:

1. Alle Vitrinen sind im Durchschnitt viel dunkler, besonders am inneren Pigment der Organe als die Mehrzahl unserer Schnecken, die ein Sommerleben führen. Sie leben in einer wärmearmeren Zeit und haben aus diesem Grunde spezielle Einrichtungen nötig, um alle günstigen Momente auszunutzen. Hätten wir es nur mit Erscheinungen analog denjenigen, die an unseren Vanessen beobachtet worden sind, zu tun, so könnten die Differenzierungen der Pigmentierung der Vitrinen nicht recht erklärt werden.
2. Die Tiere auf dem Gebirge, das durchschnittlich kühler ist, aber keineswegs lichtärmer, sind bei der gleichen Art dunkler als die der Ebene.
3. Den Nerven der Visceralia und Pedalia geht die Pigmentierung ab.

Das scheint mir das Wesentlichste.

Speziellere Ausbildungen des Bindegewebes erwähne ich bei der Besprechung der Organsysteme, zu denen sie gehören.

Das bezieht sich auch auf die bindegewebigen Teile des SEMPERschen Organs wie der anderen Fühlerganglien.

Im Bindegewebe abgelagerter Kalk fand sich in ziemlichen Mengen als Kristalle in der Eingeweidewanne, d. h. da, wo sich der Intestinalsack innen in den Fuß eindrückt. In den arteriellen Gefäßen fand ich ihn nur bei unerwachsenen Tieren von V. pellucida.

VI. Das „SEMPERsche Organ“.

Bei der Durchsicht der Literatur fielen mir die teilweise so abweichenden Beschreibungen dieses problematischen Organs auf, so daß ich alle mir zugängliche, hierher bezügliche Literatur prüfte.

Das folgende Kapitel soll dazu dienen, alle Unstimmigkeiten und Verwechslungen über die anatomische wie physiologische Natur dieses Gebildes, die sich bis in die neueste Literatur hineingeschleppt haben, endgültig zu beseitigen.

Es scheint mir immer unpraktisch, wenn man ein Organ mit einem Autornamen belegt, der nichts über die Natur und Funktion des betreffenden Teiles aussagt.

Dadurch ist nur zu leicht die erste Handhabe für Mißverständnisse gegeben.

Orientieren wir uns zuerst bei Semper (50) selbst an der Stelle, wo er zum ersten Male über jenen Teil spricht. Auf p. 396 seiner Arbeit (50) heißt es da: „In der Nähe des Mundes, den Schlundkopf halbkreisförmig umgebend, größtenteils frei in der Leibeshöhle, liegt ein aus mehreren Lappen gebildetes, symmetrisches Organ, welches aus einer großen Zahl eigentümlicher Zellen gebildet und von zahlreichen, aus dem oberen Gehirnganglion stammenden Nerven durchzogen wird. Diesem inneren Teile entspricht eine äußere, unter der Mundöffnung liegende Grube, welche von unten durch den vorspringenden Fuß und von beiden Seiten durch zwei ziemlich große Papillen begrenzt wird.

Semper verzichtet darauf, über die vermutliche Funktion dieser Teile irgendetwas zu sagen. Er betont am Schluß nochmals den auffallenden Nervenreichtum und setzt aber, wohlgemerkt, das fragliche Organ in keinerlei Beziehung zur Mundhöhle. Sein Resultat ist:

> Nervenreiches Organ mit dem stärksten Kopfnerven. Gibt bei den Heliceen Ast an den kleinen Fühler. Zwei größte Läppchen von außen sichtbar. Funktion unbekannt.
>
> Gefunden bei Limax.

19 Jahre später beschreibt Leydig (23), doch vollkommen unabhängig von Semper, den Bau des Mundlappens von Limax.

> Zwei Hautzipfel mit Drüse. Starker Nerv. Ast des zweiten Fühlernerven. Ganglion. Kleinere, kugelige Ganglienzellen. — Leydig hält die Mundlappen für das dritte Fühlerpaar.

In Simroths Beschreibung der Sinneswerkzeuge der einheimischen Mollusken (54) aus demselben Jahre, sind Leydigs Mundlappen als Lippen bezeichnet. Großer Reichtum an Nerven und Sinneszellen. Geschmacksorgan. Nach Sochaczewer (66) 1881 ist der Bau der Lappen nicht nervöser, sondern nur drüsiger Natur.

Am nächsten der Wahrheit kommt Sarasin in seiner Arbeit (44) von 1883.

Er nimmt an, daß die betreffenden Teile bei Sempers Untersuchung durch Kontraktion ins Innere der Mundhöhle verlagert waren, denn nur so vermag er sich die ziemlich unverständliche

Zeichnung SEMPERS zu erklären. Er stellt fest, daß SEMPER kein Ganglion sah, LEYDIG die Beschreibung der Mundlappen aber nicht zum „SEMPERschen Organ" in Beziehung setzte; SIMROTH ebensowenig wie SEMPER ein Ganglion gesehen zu haben scheint.

SARASIN gibt nun auf Taf. VIII der Arbeit (44) zunächst ein instruktives Bild der Nervenabzweigung, des Ganglions am basalen Teil des „Hufeisens", der „Stollen" SIMROTHS und der sekundären Läppchen, die den Pharynx innerhalb der Körperhaut in Kranzform umstellen. Er zeichnet sie als Abkömmlinge des Nerven, der auch das Ganglion bildet.

In Fig. 9 derselben Tafel bringt er dann ein Durchschnittsbild durch den basalen, größten Lappen.

Starke Cuticula, hohes Epithel, große Masse Nervenzellen, Ganglienzellnester in „Röhren sich öffnend".

Im Prinzip ist es aber der Bau, den wir durch FLEMMING (12) vom Ganglion der großen Fühler kennen.

Resultat nach SARASIN:

1. Es ist ein Mundlappenganglion.
2. Die peripheren Ganglienknötchen sind Abkömmlinge davon.
3. Mundlappennerv vom unteren Tentakel.
4. Läppchenkranz bei Basomatophoren nicht vorhanden. Ganglion des Mundlappens viel schwächer.

Über die drüsige Natur sagt er nichts. Um so erstaunlicher ist es nun, wenn wir 1885 bei SIMROTH (55) nach seiner eigenen Bemerkung von 1881 und der SARASINschen Arbeit von 1883 das „SEMPERsche Organ" von Limax max. folgendermaßen beschrieben finden: „Jene Drüsenballen, welche von SEMPER zuerst gesehen wurden und sich im vorderen Pharynxumfang nach außen öffnen, sind wohl entwickelt. Jederseits unten ein großer, stumpfviereckiger Ballen, hinter welchem der Lippenast des unteren Fühlernerven in den Mundlappen eintritt. Jederseits darüber ein ebenso langer, aber schmälerer Drüsenballen und nach oben, um den Pharynxansatz herum, noch drei bis fünf kleinere Läppchen. Das ganze also ein aus Drüsenlappen gebildetes, unten offenes Hufeisen, das die größten Lappen, die Stollen bildend, nach unten zu hat. Dabei erhält der größte Ballen ein Muskelbündel vom Retraktor des kleinen Fühlers, einem Ast des Ommatophorenretraktors. Bei Limax variegatus heißt es hierzu: die beiden untersten Lappen zu einem einzigen, breiteren Ballen verschmolzen. — Untersucht man solchen Lappen näher, so ergibt sich ein einfacher,

drüsiger Bau ohne jede Beziehung zu Nerven oder Muskeln, außer dem kleinen Retraktor."

Wir sehen schon hier, wie der nervöse Teil des fraglichen Organs, den die anderen Autoren — Semper, Leydig, Sarasin — als Hauptsache fassen, von Simroth gar nicht als dazugehörig aufgefaßt wird.

Das wird am deutlichsten in seinem Pulmonatenbande 1912, wo er auf p. 9 sagt: „Ein Kranz von Hautdrüsen, um die Mundöffnung, das „Sempersche Organ", wird wohl den Speichelorganen zugerechnet." Auf p. 207 desselben Bandes, wo die Sinneswerkzeuge besprochen werden, beschreibt er dann genau das, was Sarasin als „Sempersches Organ" eben versteht.

Und auf p. 292, wo der Verdauungsapparat behandelt wird, ist erwähnt: „Das Sempersche Organ, soweit es vorhanden ist, gehört zur Mundhöhle."

Babor, J. F. hat dann 1895 in der K. böhm. Ges. Wiss. „Über die wahre Bedeutung des sogenannten „Semperschen Organes" der Stylommatophoren" gesprochen. Er gibt dort eine Detailbeschreibung, die in ihrer physiologischen Deutung ganz neu ist gegen die der anderen Autoren bis auf Bemerkung in Simroths Pulmonatenband 1912 (s. oben), die augenscheinlich dem Baborschen Berichte entnommen ist.

Bisher hatte noch kein Autor von denen, die die fraglichen Teile untersucht hatten, von einer Beziehung oder gar Verbindung mit der Mundhöhle etwas erwähnt. Babor sagt aber wörtlich:

Das Sempersche Organ (Sempersche Drüsen) wird von einer konstanten Anzahl ungleich großer Läppchen gebildet, die eine länglich-eiförmige, zugespitzte Form aufweisen und mit ihrem verjüngten Ende der Rinne sich ansetzen, welche das Vorderende der Buccalmasse von der ovalen Kopfwand abgrenzt; sie münden an der Decke in die Buccalhöhle, und zwar gleich am Anfang derselben, hinter dem Kiefer. Innerlich bestehen sie aus einzelligen, selbständigen Drüsen mit gesonderten Ausfuhrgängen, zuweilen zu mehreren von feinen Bindegewebsmassen umschlossen.

Ihrer Struktur nach gleichen die Zellen durchaus den Speicheldrüsenzellen, zur Zeit ihrer Tätigkeit von Sekretklümpchen erfüllt.

Sie stellen nichts anderes als pharyngeale Speicheldrüsen dar.

Bei Limax sehr gut entwickelt.

Auf die Baborsche Beschreibung hat sich dann Meisenheimer in seiner Monographie von Helix pomatia bezogen, weil es zeitlich die jüngste war, die darum am ersten Genauigkeit er-

warten ließ. Sie enthält jedoch, wie sich zeigt, die abweichenste Auffassung.

Aus dieser Übersicht über die Geschichte des Organs wird zunächst folgendes klar:

1. Wir haben es, scharf genommen, gar nicht mit einem Organ zu tun, sondern es sind im Sinne des Entdeckers, wie Leydigs und Sarasins, in erster Linie darunter die Ganglien der Mundlappen und sekundären Nervenknoten der Lippen, die ganglionäre Anschwellungen, wie die der Fußnerven darstellen, zu verstehen. Als zweiter Bestandteil kommen die „eigentümlichen" Zellen Sempers, die Drüse Leydigs, die Drüsenballen Sochaczewers und Simroths hinzu.
2. Von einer Lagerung der Teile, auch nicht der drüsigen, in der Mundhöhle, ist bis auf Babor von keinem Autor etwas gesagt. Der Schlüssel zu diesem Irrtum scheint hiernach in jener Bemerkung Sarasins über die Sempersche Zeichnung zu liegen, wonach infolge Kontraktion der Schnauze eine unnatürliche Verlagerung eingetreten war. In der Auffassung wie Beschreibung Sempers selbst finden wir, was ich schon betonte, keine Beziehung zur Mundhöhle oder gar zum Verdauungssystem. Die Schuld zu so divergierenden Schilderungen scheint mir nun darin zu liegen, daß keiner der zitierten Forscher wirklich gefärbte Serienschnitte durch die betreffende Körperpartie angefertigt hat. Damit hätte man bald die Lösung gehabt.

Ich ging nun so vor.

Simroth behauptet in der Arbeit von 1890 (62), — 1885 einfacher, drüsiger Bau für Limax maxim. angegeben —, daß den Vitrinen das Sempersche Organ fehle. Dies schien mir darum sofort zweifelhaft, weil er Limaciden wie Heliceen, ja vermutlich allen Stylommatophoren, mehr oder minder entwickelt, zukommt, und ich vermutete sogleich ein Übersehen des betreffenden bei der Sektion, was bei der Kleinheit der Tiere ja verständlich ist.

Immerhin wählte ich zur Orientierung zunächst zwei Limax-Arten — Limax tenellus und Agriolimax laevis — also Vertreter der Gruppe, die es sicher besitzen sollte. Ich machte Serienschnitte von den Tieren und verglich die fraglichen Verhältnisse mit denen bei den Vitrinen. Der Unterschied war kaum nennenswert.

Sodann machte ich noch an frischem Material Quetschpräparate der betreffenden Teile, wie sie vermutlich auch die älteren Autoren untersucht hatten.

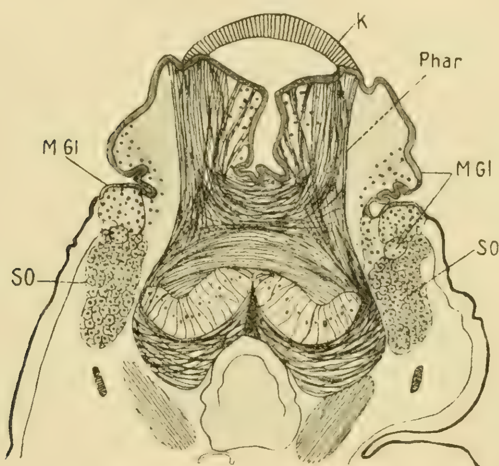
Ich gewann dadurch nun folgende feste Resultate für die Klarstellung der ganzen Frage:

1. Die Hauptmasse des „SEMPERschen Organs" wird von nervösen Elementen gebildet. Es sind das basal, zu beiden Seiten des Mundes die Ganglien des Mundlappen oder Lippententakeln, in zweiter Linie die Ganglienknoten, respektive ganglionären Anschwellungen, die nach oben kranzförmig den Bulbus umstellen und die Innervierung der äußeren, segmentierten Oberlippe besorgen.
2. Der Nerv des Mundlappenganglion ist der stärkere Ast des Kopfnerven, der gradlinig zum kleinen Fühler führt und dort sein kolbenförmiges Ganglion bildet. Dagegen werden die Ganglienknoten der Oberlippe bei den Vitrinen von einem besonderen Nerven — gegen SARASIN bei Limax! — abgegeben, der jederseits in einseitig geweihartig verzweigten Enden nach oben ausläuft, deren Zahl wechseln kann.
3. Die Ganglien der Mundlappen und in viel geringerer Ausbildung und weniger zusammenfallend, die der Oberlippe, werden von Paketen und Lagen einzelliger Drüsen überlagert, die die Größe des ganzen Komplexes beträchtlich vermehren (Textfig. 21, *SO*). Auf Quetschpräparaten werden stets am leichtesten einzelne dieser Zellen isoliert, die sich dann als flaschenförmige, große Zellkörper mit großem Kern und schlankem, langem Ausfuhrgange erweisen. Sie besitzen eine große Ähnlichkeit mit den Drüsenzellen der Fußdrüse. Auf Schnitten tritt diese Ähnlichkeit, besonders ihrer Sekretionsphasen, noch deutlicher hervor (Tafel IV, Fig. 5 u. 6).
4. Die Ausmündung des drüsigen Zellhaufens, der von pigmentiertem Bindegewebe ganz fein um- und durchsponnen ist, erfolgt zu Seiten, und vor allem hinter der nervösen Tastplatte, die mit gewölbter Oberfläche den Abschluß des Ganglions nach außen bildet.

   Ob da aber für alle Zellen eine Ausmündung nach außen erfolgt, ist gar nicht mit Sicherheit festzustellen. Dagegen nicht einen einzigen Ausfuhrgang vermag ich

für die übrigen Drüsenpakete aufzufinden, die sich hier und da auflockern, in Ketten die Leibeshöhle durchziehen und sich in den Scheiden der kleinen und großen Fühler, gleichfalls den Ganglien angelagert, wiederfinden (Textfigur 25). Simroth erwähnt sie sehr wohl auf p. 207 seines Pulmonatenbandes als großkernige Zellen in den Fühlern, jedoch mit unsicherer Form wie Funktion.

Nach den Schnittbildern meiner Präparate scheint es mir aber nicht mehr zweifelhaft, daß alle diese Zellen gleichwertige Elemente sind. Sie gehen hervor aus den



Textfig. 21. Lagerung der Drüsenzellenpakete an den Mundlappenganglien (Sempers Organ) bei Vitrina elongata.

bekannten Bindegewebszellen. Ein Teil der Zellballen an den Ganglien der Lippententakeln mündet nach außen und unterstützt funktionell auf den Lateralstreifen die Fußdrüse. Alle anderen sieht man ohne äußere Sekretion. Es ist nicht unmöglich, daß sie nur als Polster und Gleitschutz für die Ganglien, die sie umhüllen, dienen.

5. Das wesentlichste des Resultats geht also dahin, daß das „Sempersche Organ" in keinerlei irgendwie bewiesener, noch verständlicher Zusammengehörigkeit zur Mundhöhle und damit zur Verdauung steht, seine Deutung als pharyngeale Speicheldrüse mithin ganz auszuschalten ist, da sie jeder Unterlage entbehrt.

Wieweit Babors Beschreibung des Organs (s. oben) den Verhältnissen bei Helix pomata entspricht, kann ich augenblicklich nicht kontrollieren, weil mir keine Serie vom Bulbus dieser Art zur Verfügung steht. Bei Limax aber, wie Vitrina, sind diese Partien, die Babor beschreibt, ohne jede Drüsenzelle und rein nervös-muskulöser Natur (Textfig. 26). Von den Drüsenballen in der sekundären Leibeshöhle ist aber die Mundhöhle durch die mächtigen Muskellagen der Pharynxwandungen geschieden.

Die einzige Beziehung zur Mundhöhle bestünde in der Tastfunktion von Lippen und Mundlappen. Dann wären aber konsequenterweise auch die zwei rechten Fühlerpaare zur Mundhöhle zu rechnen, was aber doch nicht angeht!

Simroths und Babors Auffassung des „Semperschen Organs" ist also abzulehnen. Auf Grund seiner ersten Entdeckung und Geschichte ist nur die hier vorgetragene Deutung wie anatomische Umgrenzung statthaft. Aus praktischen Gründen möchte ich vorschlagen, den Ausdruck „Sempersches Organ" überhaupt abzuschaffen und künftig nur von den Mundlappen und Lippenganglien einerseits zu reden, von den drüsigen Teilen dagegen nur den Drüsenzellenkomplex am Mundlappenganglion als „Mundlappendrüse" vielleicht, gemäß der Fühlerdrüse bei Vaginula unter einem festen Namen bestehen zu lassen. Dagegen gibt die überaus wechselnde Ausbildung der Drüsenzellenpakete in der Kopfhaut und ihre Zusammenhanglosigkeit mit den Lippenganglien nicht das Recht einer einheitlichen Bezeichnung.

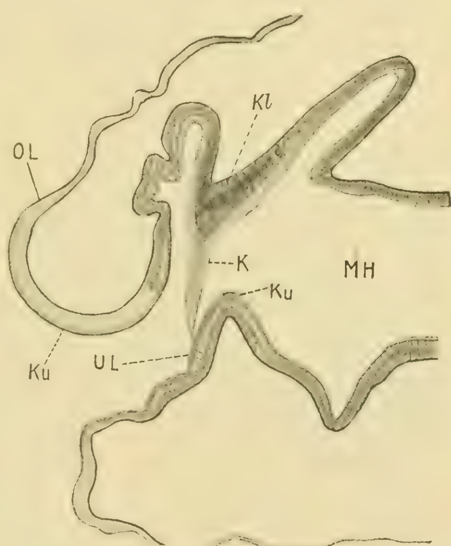
VII. Das Ernährungssystem.

a) Mundhöhle und Pharynx.

In Textfig. 47 gebe ich weiter hinten einen Durchschnitt durch das ganze Tier, der auch für das Ernährungssystem zur allgemeinen vorherigen Orientierung dienen möge.

Die bereits morphologisch beschriebenen Lippen bestimmen den Anfang und die Form der Mundöffnung. Ihre natürliche Gestalt und Lage im Leben ist nie ganz sicher festzustellen. Sie wird durch die dauernden Aktionen der Muskeln meist zusammengepreßt oder hin und her verschoben.

Im ganzen erscheint der Mund beim Öffnen als ein rundliches Loch, das erst ein Stück weiter nach hinten durch die zwei inneren, in der Mediane getrennten Lippen und die Pharynxwände sich zu dem für die Pulmonaten meist angeführten, senkrechten Spalt verengt. Bei fixierten Tieren erfolgt in der Regel ein Einziehen der äußeren Lippen mit rückgezogenen Pharynx, was eine rüsselartige Verlängerung des kontrahierten Bulbus durch die äußere Kopfhaut bedingt. Bei erstickten Tieren tritt das Gegenteil oft ein, d. h. der Mund klafft aufgequollen, und der Kiefer wird dadurch frei sichtbar. Als Tastorgane für die Nahrung sind die Lippen mit reichverzweigten und aufgeteilten Nervenelementen versehen, die aber, meines Erachtens, als Geschmacksorgane kaum in Frage kommen, weil sie eine verstärkte Cuticula von der Mundhöhle trennt.



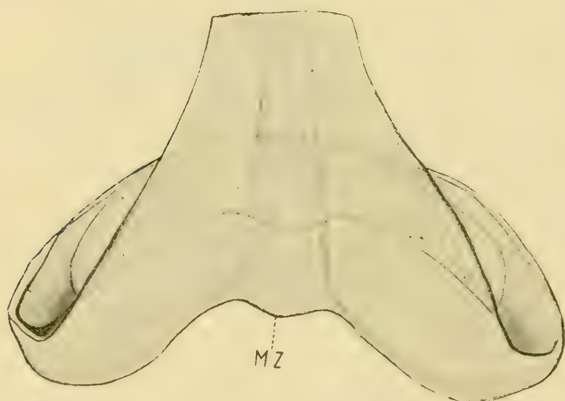
Textfig. 22. Kiefer - Kutikularbildung der Mundhöhle bei Vitrina pellucida.

Der Außenrand der inneren Lippen trägt noch eine Extraverstärkung der Cuticula als Reibungsfläche gegen den darüberstehenden Kiefer (Textfig. 22, *Ku*).

Der Kiefer ist die kutikulare Abscheidung einer erhöhten Epithelleiste am Anfang des Gaumendaches. Die fraglichen Zellen besitzen große Ähnlichkeit mit den Periostrakumbildnern der Mantelrinne (Textfig. 22, *Kl*). Die Deutung der Kieferstruktur aus den von jeder Zelle abgeschiedenen und aneinandergelagerten Konchyolinsäulchen kann ich bei Vitrinen nur für die vordere Hauptplatte gelten lassen, die auch den, für Vitrinen und Limaciden charakteristischen Mittelzahn trägt (Textfig. 23, *MZ*). Die am Gaumendach auslaufende hintere Platte zeigt eine Querstreifung in der Fläche, die wahrscheinlich in einer gewissen Reihenordnung der Zellen, deren Leistung kieferwärts zunimmt, ihren Grund hat.

Am Kiefer von V. elongata ist die senkrechtsäulige Struktur der Vorderplatte am stärksten ausgeprägt, so daß seine Oberfläche starkrissige Furchen zeigt, die den unteren schneidenden Rand mehr ausgeschartet erscheinen lassen als bei den anderen Arten. Der mittlere Zahn ist dagegen am seichtesten ausgebildet, sowohl in seinem Erheben über die Fläche wie seinem Vorragen über die Schneide.

Ganz ähnlich beschreibt F. WIEGMANN den Kiefer von V. brevis. Er spricht von schuppenartigen Streifen. — Ein Kiefer von V. elongata war auf halber Höhe der Zahnleiste, ziemlich in der Mitte, anscheinend in der Jugend gespalten worden und, vermutlich basale Zellen hatten den Riß mit homogener Cuticularsubstanz plombiert. Die senkrechten Säulchen vereinigten sich erst unten wieder wie gewöhnlich, freilich mit leicht gefächerter Anordnung. Die Kiefer von V. pellucida und V. diaphana sind sich sehr ähnlich. Die schärfste Entwicklung nach Zahn und Schneide liegt bei V. diaphana vor, bei der aber die Oberfläche sich am stärksten ausglättet. Im allgemeinen wird es unsicher bleiben, wollte man bloß nach dem Kiefer die Art bestimmen.



Textfig. 23. Kiefer von Vitrina pellucida. 63 mal vergr.

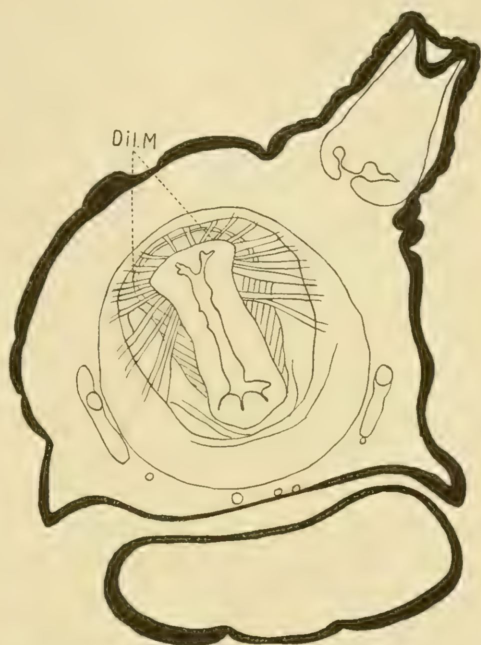
Der Mundspalte inseriert sich in ihrem oberen Teile ein radiär geordnetes Dilatorensystem von ca. 20 einzelnen Muskelbündeln, die das Lumen in die Breite zu ziehen vermögen, um beim Freßakt für die Bewegungen der verschiebenden Radula Platz zu schaffen und den Kiefer freizulegen (Textfig. 24 *Dil.M.*).

Ein unteres System, dessen Bündel dicht aneinander gelagert sind und das das obere unter fast rechtem Winkel schneidet, besorgt das Öffnen des unteren Mundspaltenlumens. Die Bewegungsmöglichkeit der Kiefer erscheint gering. Es kann durch Muskelstränge, die dem Dach der Mundhöhle parallel laufen

und die vordere, starke Ringmuskulatur des Bulbus durchkreuzen, etwas gehoben werden. Ein Herabdrücken erfolgt durch die Wirkung der genannten Ringmuskeln und sekundär, wenn ein unterer Druckpunkt vorliegt, durch kurze Muskelstränge im Mundhöhlendach (Textfigur 25, m_3), die auf den Längsmuskeln wie Ringmuskeln senkrecht stehen.

Von der hinteren Grenze des inneren Lippenpaares ist die Pharynxhöhle zu rechnen.

In Textfig. 26a gebe ich ein Bild der einheitlich verschmolzenen Radulastützbalken, die das Zentrum für die Pharynxmuskulatur bilden. Beobachtet

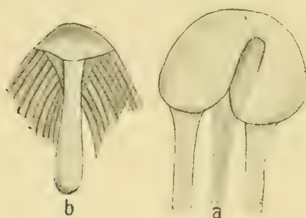


Textfig. 24. Muskelfächer im Mund von Vitrina pellucida.



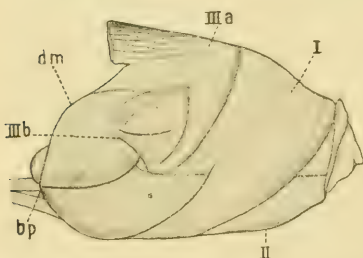
Textfig. 25. Sagittalschnitt durch den Schlundkopf von Vitrina pellucida.

man die Tiere, so sieht man, wie durch die Muskeln (*mr*) der inneren Lippen (Textfig. 25) zunächst dies etief nach innen und hinten gezogen werden; erst danach schiebt sich die Radula von unten her weit nach vorn, daß sie zum größten Teile sichtbar wird, und zieht sich in einer Kurve nach oben, zuerst an den Kiefer, hinten, wo der Schlund beginnt, ans Gaumendach anschleifend, wieder zurück. Aus dieser typischen Freßbewegung heraus, die ich oft sah, läßt sich auch die Funktion der stets komplizierten Pharynxmuskulatur, deren Untersuchung noch durch die Kleinheit der Teile bei den Vitrinen erschwert wird, im Prinzip begreifen. Sie weicht von der, die Amaudrut (1) für Helix beschreibt, erheblich ab und variiert bedeutend unter den einzelnen Arten. Zunächst die Verhältnisse bei V. pellucida (Textfig. 27). Schon das Bild beim stark und schwach kontrahierten Bulbus ist recht verschieden.



Textfig. 26a u. b. a) Radulastützbalken mit ansetzenden Muskeln; b) Rudulamembran mit symmetrisch inserierten Muskelbündeln.

Der Basalpunkt der Stützbalken (Textfig. 27, *bp*) ist zugleich der scheidende Punkt für die ventrale und dorsale Pharynxmuskulatur. Ferner ist es der zweite Fixpunkt für alle Aktionen. Der erste liegt im Lippenkranz, wenn dieser sich auf eine Unterlage preßt oder stützt. Die ventrale Schlundkopfmuskulatur zerfällt in folgende Teile:



Textfig. 27. Schlundkopf von Vitrina pellucida.

1. Die zwei Bänder der Pharynxretraktoren;
2. die untergeflochtenen Verlängerungen dieser Muskeln (Textfig. 25, *mr*);
3. die zwei Retraktoren der inneren Lippen;
4. eine starke, vordere Querschicht, die sich dorsal zum Ringe schließt.

Oberhalb des Basalpunktes der Stützbalken folgt die dorsale innere Muskulatur (Textfig., 27 *dm*). Sie heftet sich 1. median an den Stützbalkenschlitten, 2. ein oberflächliches System an die

Ränder der Radulaspreite, wo es einer Sonderbewegung der Radula auf den Stützbalken, speziell für Querbewegung dient (Textfig. 26b). Das 3. inseriert sich als Muskelfächer in der Ösophagialfalte (Textfig. 26a, *f*). Äußerlich sind die Muskeln viel geschlossener als bei Helix. Sie lassen sich als drei Hauptpaare charakterisieren. Als erster legt sich vorn, quer über das Dach des Bulbus in einer Breite vom Kiefer bis zum Ursprung des Schlundes, ein breiter Muskelsattel, der sich ventral in zwei Wurzeln spaltet (Textfig. 27, *I*).

Diese lassen zwischen sich ein mächtiges laterales Längsmuskelpaar hindurchtreten, das sich vorn in den Lippen, hinten an der Muskularis der Stützbalken inseriert (Textfig. 27, *II*). Diese Muskularis überlagert als drittes Paar rechts und links die Backen der Stützbalken nach hinten.

Zwei kleinere, weitere Muskelpaare strahlen von den letzteren divergierend 1. nach dem dorsalen Sattel, 2. in das Geflecht von Sattelwurzeln und großen lateralen Längsmuskeln.

Kontrahiert sich jetzt zusammen mit den inneren achsialen Lippenmuskeln dieses große Längsmuskelpaar, so werden die Radulastützen — der Fixpunkt muß am Munde vorn liegen! — energisch nach vorn gezogen. Die hintere dorsale Masse des Muskelfächers hilft dabei durch seine Kontraktion die Radulastützen hinten heben, so daß sich die Radulaspitze senkt. Die Wirkung der vorderen ventralen Quermuskelschicht drückt hierauf vermutlich die gesamte Radulamasse nach oben und dabei gegen den Kiefer, wobei die Kontraktion des dorsalen großen Muskelsattels ein Ausweichen nach vorn verhindert und die Rückbewegung unterstützt. Ein schwächerer, breit aufgeteilter Muskel, der sich einerseits zwischen den Stützbalkenschenkeln, andererseits an der dorsalen Seite der Radulascheide inseriert, scheint für das Rückziehen erst von sekundärer Bedeutung. Er entspricht offenbar dem Tenseur inférieur von Amandrut bei Helix (Textfig. 26a).

Die besonderen Kaubewegungen der Radulamembran werden durch die schon erwähnten Muskelbündel bedient, die direkt beiderseits an dieser ansitzen und dicht aneinandergelagert eine in ihren einzelnen Elementen noch gut getrennte Schicht bilden (Textfig. 26b). V. pellucida zählt deren auf jeder Seite etwa neun. Sie verbinden sich mit der Pharynxwandung. Das Dach der Pharynxhöhle hat bei Vitrina oberhalb der Radula eine breite doppelte Querfalte ausgebildet, auf die sich bis zirka zwei Drittel ihrer Breite das Flimmerepithel des Schlundes erstreckt (Text-

figur 25, *gf*). Vor diesem Flimmerepithel liegt noch in der Falte eine seichte Bucht, die offenbar durch den ständig wirkenden Druck der Radula bei den Schlingbewegungen bedingt ist.

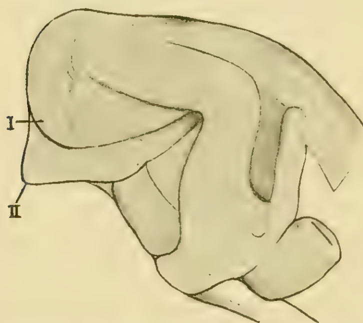
Die vorderen Schenkel des Pharynxretraktor laufen bei V. pellucida absolut ventral in zwei verbreiterte, aufgelöste Bänder aus. Der Schlundkopf von V. diaphana ist dem von V. pellucida sehr ähnlich. Er ist nur schlanker, die Radulascheide stärker entwickelt und die Pharynxretraktoren inserieren sich höher seitlich (Textfig. 28).



Textfig. 28. Schlundkopf von Vitrina diaphana.

Der Pharynx von V. elongata scheint zunächst recht verschieden (Textfig. 29).

Der Muskelsattel ist schwächer entwickelt, so daß die seitlichen Protraktoren, die an den Schenkeln der Stützbalken anfassen, sich mehr hervordrängen. Die ventralen Längsbündel, die bei V. pellucida in die mächtige Querschicht verflochten sind, sind hier als drei Einzelmuskeln jederseits entwickelt, die miteinander nach hinten leicht divergieren. Weil nun auch die Stützbalken steiler zur Längsachse des Tieres, also zur Horizontalen, gestellt sind, sind jene Muskelbündel kürzer. Die Stützbalken selbst sind viel mächtiger und gerade in der Form des Zungenknorpels tritt ein Gegensatz der Gruppen V. pellucida — V. diaphana und V. elongata — V. brevis hervor.



Textfig. 29. Schlundkopf von Vitrina elongata.

Die vordere, obere Brücke, die die Spitze der Radulaspreite trägt und die beiden Stützbalken zu einem Stück verbindet, ist bei den ersten beiden Formen sehr schmal und flach. Sie schwindet bald ganz, so daß die Zahnmembran schnell zur Rinne vertieft wird. Histologisch besteht die Brücke aus Bindegewebszellen. Ventral sind die Schenkel durch eine quere Muskelbahn fast bis

zum hinteren Ende, ziemlich auf der Höhe, wo sich Schlund wie Radulascheide vom Pharynx sondern, verbunden. Sie gestattet durch ihre Kontraktion ein Verflachen der medianen Rinne in der Radulamembran in engen Grenzen, denn hier ist die Radulamasse noch frei von Muskelansätzen.

Bei V. elongata und V. brevis dagegen dehnt sich jene obere Brücke zu einer geschlossenen Wölbung aus, die ganz allmählich abnimmt und so die Stützbalken zu einem viel einheitlicheren, festen Stück verschmilzt. Ganz hinten läuft sie in eine bindegewebige Membran aus, die den gesamten Zungenknorpel überspinnt. Die Schenkel des Knorpels sind wulstiger und seitlich mächtiger ausladend als bei der Gruppe V. pellucida.

Histologisch ist dagegen der Pharynx aller Arten einheitlich gebaut.

Das Epithel der Mundhöhle, das von der hinteren Grenze der inneren Lippen schnell zum Plattenepithel unter der Radulamembran abfällt, erhöht sich in der Radulascheide wieder zum Zylinderepithel, das sich weiter zum Odontoblastengürtel und den Schmelzzellen der Radulapapille differenziert.

Die Unterseite des Zungenknorpels wird nur z. T. von längslaufenden Muskelfasern bedeckt. Wo die Radulascheide aus der Pharynxmasse heraustritt, greifen die Seitenmuskeln des Pharynx nach innen um die Stützbalken herum, so daß auf eine begrenzte Strecke nach oben eine muskulöse Querschicht liegt, die jedoch bald schwindet.

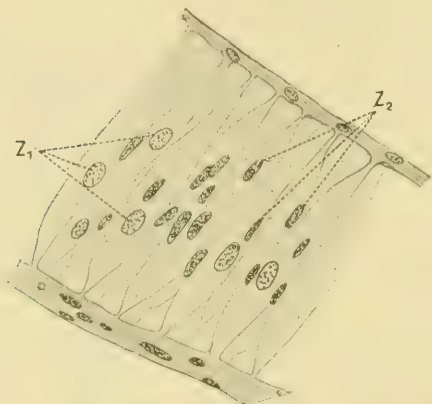
Die vordere Oberseite der Stützbalken ist frei von Muskeln. Um die vordere Spitze schlägt sich das Subradularepithel lippenartig herum (Textfig. 31 *Ep*).

Über die histologische Natur des Subradularknorpels, also der Stützbalken, herrscht bis heute für die Pulmonaten Unklarheit, weil neuere Angaben fehlen.

M. Nowikoff (Z. f. w. Z. 1912, 103, 4) hat in seiner neuesten Arbeit über das Knorpelgewebe bei Wirbellosen an Gasteropoden leider nur Prosobranchier, nämlich Patella, Fissurella und Haliotis untersucht.

Die Behauptung älterer Autoren, wie Claparèdes, Sicards, Lagaze-Duthiers, Joyeux-Laffnies u. a., daß nämlich auch bei den Pulmonaten sich in den Stützbalken knorpeliges Gewebe finde, ist von Plate für eine Reihe Formen wie Daudebardia usw. widerlegt worden.

Für Vitrina ist CLAPARÈDES Charakterisierung ganz unverständlich. Er gibt nach NOWIKOFF an, gerade bei Vitrina eine Knorpelart gefunden zu haben, deren Zellen sehr klein und deren Zellwände von unmeßbarer Dicke seien, so daß das Gewebe mehr einem Epithel als einem Knorpel ähnlich sei. Ich konstatiere für Vitrina folgende Verhältnisse.



Textfig. 30. Schnitt (sagittal) durch die Spitze eines Stützbalkenschenkels von Vitrina elongata.

Man kann am ausgewachsenen Tier zwei Zellformen unterscheiden, die die Stützbalken selbst zusammensetzen. Z_1 und Z_2 in Textfig. 30 u. 31.

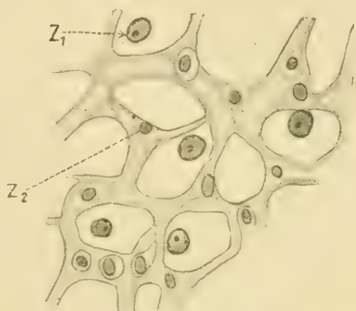
Die erste Form (Z_1) ist größer, aber weniger zahlreich als die zweite (Z_2). Die erstere bildet an den Rändern und im vorderen Teile der Schenkel breite, lange, spindelförmige Zellen mit großen elliptischen Kernen (Textfig. 30, Z_1). Zwischen sie schalten sich, viel bedeutender an Zahl, ganz schlanke Zellen (Z_2) mit gestreckten, länglichen, kleineren Kernen. Deren Zellgrenzen sind im Sagittalschnitt nicht deutlich sichtbar. Beide Zellformen sind aber fein längsgestreift.



Textfig. 31. Sagittalschnitt durch den gesamten Stützbalken.

Je mehr nun die Stützbalkenschenkel sich verdicken, desto mehr geht die annähernd parallele Anordnung, wie sie Textfig. 30 zeigt, verloren, weil man vornehmlich Querschnitte durch die Zellleiber erhält (Textfig. 31 u. 32). Für ihre Charakterisierung ist darum Textfig. 32, die einen Teil aus der Mitte von 31 stärker vergrößert darstellt, wichtig.

Wir haben es entschieden nicht mit echten Knorpel zu tun, denn es fehlt die geschlossene Grundsubstanz und man kann durchgehends nur Zellwände, die allerdings auffällig verstärkt sind, erkennen.



Textfig. 32. Zellen von 30 im Querschnitt aus der Mitte des Stützbalkens.

Untereinander lassen sich die zwei Zellarten Z_1 und Z_2 gut unterscheiden. Der Hauptunterschied liegt offenbar in der Größe, denn sie entwickeln sich beim Embryo und jungen Tier aus einem gleichartigen Gewebe, das lauter gleichmäßig große, relativ kolossale wie chromatinreiche Kerne führt.

Ob wir die beschriebene Gewebeform als eine Zwischenstufe zwischen blasigzelligem Bindegewebe und dem echten Knorpel bei den Prosabranchiern und Cephalopoden aufzufassen haben, bleibt noch eine offene Frage, bis andere Pulmonatengattungen daraufhin untersucht wurden.

b) Die Zähne der Radula und ihre Bildung.

Für systematische Zwecke wurden die Zahnformen der Vitrinen bereits von Wiegmann (71, 72) genauer studiert. Doch ist nur das Wesentlichste, und auch das nur sehr kurz, veröffentlicht.

Bekanntlich haben die Vitrinen eine wohlausgebildete Mittelreihe von Rachiszähnen, was sie als höherorganisiert über die Testazellen stellt.

Weil die einzige Zahnformel, die ich veröffentlicht fand, nämlich bei A. Lehmann für Vitrina pellucida, falsch ist, wie Wiegmann in seinen Manuskripten nachweist, führe ich, ehe ich zur Morphologie komme, erst die Formeln für alle vier Arten nach F. Wiegmann, der diese Verhältnisse stets sehr genau untersuchte, auf.

Er notiert für:

	Längsreihen:	Querreihen:
V. pellucida	31 (30)—1—31 (30)	89—93
V. diaphana	38—1—38	92—103
V. elongata	33 (39)—1—33 (39)	125
V. brevis	31—1—31	71—88.

Berücksichtigt man die große morphologische Differenz zwischen den Lateralzähnen des Mittelfeldes und den Marginalzähnen sowie den Übergangsformen zwischen beiden, so erweitern sich die Formeln, diesmal nach meinen Präparaten, folgendermaßen:

	M
V. pellucida	25—1—8—1—8—1—25
	34 (7) (7)
	auf ca. 70 Querreihen.
V. diaphana (Inselsberg)	24 (23)—2—9—1—9—2—24 (23)
	35 71
V. diaphana (Lauchagrund)	22—2—8—1—8—2—22
	32 73
V. elongata	25—2—10—1—10—2—25
	37 111
V. brevis	22—1—8—1—8—1—22.
	31 63

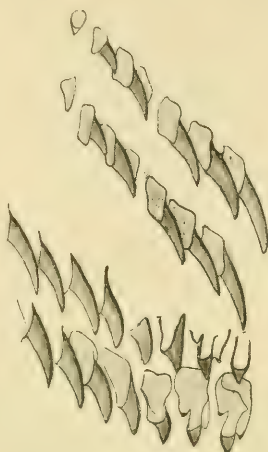
Daraus ist ersichtlich, wenn man die Wiegmannschen Formeln dagegenhält, daß auch die Zahl der Längsreihen keine artkonstante Größe zu sein scheint. Mein Wert für V. pellucida ist größer. Für V. brevis stimmt er genau überein, für V. elongata hält er sich innerhalb der von Wiegmann angegebenen Grenzen. Für V. diaphana sind meine Werte geringer, so daß also auch dem Unterschiede zwischen der V. diaphana aus dem Lauchagrunde und der anderen keine Wichtigkeit beizumessen ist.

Vermutlich erfolgt eben das Wachstum nicht bloß in die Länge mit zunehmender Reife, sondern auch noch in engen Grenzen in die Breite, so daß wir die gefundenen Unterschiede als Wachstumsdifferenzen zu betrachten haben. Immerhin habe ich mich bemüht, nur Tiere, die nach allen Merkmalen voll ausgewachsen waren, zur Untersuchung der Radula zu verwenden. Die Zahl der Querreihen unterliegt den weitesten Schwankungen, weil bei der Präparation leicht vordere Partien abbrechen. Auffallend wäre höchstens die außerordentliche Länge bei V. elongata mit 111 bis 125 Querreihen, die die anderen Arten weit übertrifft.

Auf der Membran sind die Zähne nicht gleichmäßig dicht verteilt. Eng aneinander schließen nur die Basalplatten des Mittelfeldes. Für die Marginalzähne muß naturgemäß ein Auseinanderrücken stattfinden, das sich nach dem Rande zu vermehrt, weil

die Oberfläche der Radulaspreite um ein weniges breiter ist als die der Radularinne, nachdem der Zahn seine definitive Größe erlangte.

Was nun die Zahnform betrifft, so lassen sich sehr wohl charakteristische Unterschiede, entgegen SIMROTH, zwischen den einzelnen Arten feststellen. Bekannt sind bereits die Vielzahl der Seitenspitzen der Marginalzähne bei V. pellucida (Textfig. 33a, 33b); die dornförmige Ausbildung der Hauptzacke derselben Zähne mit Unterdrückung der Nebenspitzen bei allen anderen Arten (Textfig. 34).



Textfig. 34. Marginal und 6 Lateralzähne von Vitrina diaphana. Bei den Marginal zeigt sich das Abnehmen der Zahngröße randwärts.



a b

Textfig. 33a u. b. Zähne-Marginal u. Lateral von Vitrina pellucida.

Dabei weise ich hin auf den herabgezogenen inneren Seitenzacken der Lateralzähne bei V. diaphana, der diese Art mit Sicherheit von den anderen unterscheidet (Textfig. 35). V. elongata ist bestimmbar durch die scharfen, leicht gekehlten Seitenspitzen derselben Zähne (Textfig. 36). Am ähnlichsten in der Form



Textfig. 35. Rachiszahn und Lateralia von Vitrina diaphana.



Textfig. 36. Rachiszahn und Lateralzähne von Vitrina elongata.

des Rachiszahn und der Lateralen sind V. pellucida und V. brevis, die aber leicht durch die Marginalzähne unterschieden werden können, da V. brevis die Hauptdornen ohne Nebenspitzen wie V. diaphana und V. elongata führt (Textfig. 37). Die letztere Form gilt für die höhere, weil sie aus der ersteren hervorgeht.

Verfolgt man die Marginalzähne bis zur Peripherie der Radulamembran, so sieht man ihre steigende Verkleinerung. Der äußerste Zahn besteht eigentlich nur noch aus der rudimentären Basalplatte.



Textfig. 37. Rachiszahn und Lateralzähne von Vitrina brevis.

Dies Fallen der Zahngröße und Verschwinden der Form erklärt sich durch die seitlich abnehmende Beanspruchung beim Fressen. Auf phyletische Beziehungen zu anderen Pulmonatengruppen ist bereits von Wiegmann und Simroth aufmerksam gemacht worden. Am nächsten stehen wieder, wie schon in der Kieferform, die Limaciden.

Wichtiger und von anderem Interesse schien mir dagegen die Untersuchung der Zahnbildung, die bei der Anatomie der Buliminen von Beck (4) zu erfreulichen neuen Resultaten geführt hatte. Ich kann seine Befunde in einigen Teilen bestätigen und auch vervollständigen.

Mich leiteten in erster Linie vier Gesichtspunkte:

1. wollte ich ebenfalls die Zahl der Odontoblasten, die für die Bildung des Rachiszahnes und des Lateralzahnes nötig sind, für die Vitrinen feststellen;

2. sehen, ob die relativ komplizierte Morphologie des Zahnes nicht auch durch den Situs der entsprechenden Odontoblastengruppe bestimmt ist und aus ihr erklärt werden kann. Dabei mußte es einmal gelten, die α-β-γ-δ-ε-Zellen, wie sie der Längsschnitt sagittal zeigt, im Querschnitt wie horizontalen Basalschnitt aufzusuchen und zweitens die Zahl jeder Odontoblastenreihe, z. B. der α-Zellen, wie ihre Teilaufgabe an der Zahnbildung herauszubekommen;

3. ist theoretisch zu folgern, daß mit der abnehmenden Größe und vereinfachten Form der Marginalzähne auch die Zahl der Odontoblasten abnehmen muß. Es ist zu untersuchen, bis zu welchem Grade dies bei den äußersten Randzähnen geht;

4. die Frage, ob das schmelzbildende Lager der den hinteren Teil der Redulapapille ausfüllenden hohen Zylinderzellen, deren Kerngröße der der Ondontoblasten wenig nachsteht, für die Form des Zahnes nicht mehr haftbar zu machen sei. D. h.: Ist der Zahn in seiner Gestalt schon bis ins feinste durch die Odontoblasten „präformiert“ und besorgen die Schmelzbildner nur noch eine genau parallele Überschichtung des formbestimmenden Kerns oder nicht?

Die Beantwortung dieser Fragen war mir, hauptsächlich aus technischen Gründen, nur z. T. möglich.

Punkt 1 ist von Beck für Buliminus detritus mit größter Wahrscheinlichkeit gelöst. Der Odontoblastengürtel liegt in Form eines nach vorn offenen Hufeisens, dessen Schenkel jedoch nicht eine Ebene bilden, sondern in einer Kurve nach oben gezogen sind, in der Radulatasche, so daß man also auf Basalschnitten durch den hinteren Teil der Papille in erster Linie die Mittelreihen zu Gesicht bekommt. Die seitlichen Gruppen verzerren sich und lassen sich kaum einheitlich orientieren.

Zunächst untersuchte ich Sagittalschnitte von V. pellucida, die die fünf Zellen der Odontoblastenzone, also von $\alpha - \varepsilon$ getroffen hatten. Ich fand hierbei folgende Verhältnisse, die in der bisherigen Literatur noch nicht erwähnt wurden (Taf. IV, Fig. 7).

Das basale Zylinderepithel, das aufwärts vor den Odontoblasten liegt, zeigt über dem Kern im Zelleib eine dichtere, punktförmige Anhäufung des Plasmas, die sich bis zur 9. Zelle, von ε ab, verfolgen läßt. Ich vermag diese Strukturerscheinung nicht recht zu deuten.

Ferner sehe ich die dem Odontoblasten ε benachbarte, also letzte Zelle dieses Epithelstreifens nach unten in typischer sekretorischer Tätigkeit. Das Plasma der oberen Hälfte ist aufgelockert und chromatinärmer, besonders an der rechten Seite des Poles, wo die Zelle eine Vakuole trägt, um die sich das Endstück der Basalmembran der Radula teilweise herumlegt. Außerdem aber reicht dies Endstück noch bis zum Kopfe von Zelle ε, die nach der bisherigen Literatur allein für die Bildung der Basalmembran beansprucht wird.

Durch dieses Bild (Taf. IV, Fig. 7) wird aber bewiesen, daß sich auch jene vorhergehende Zelle des bisher für indifferent erklärten benachbarten Epithels an der Abscheidung beteiligt. Aus einem Bilde einer Transversalserie von V. elongata ging hervor, daß die etwas abgehobene Basalmembran noch durch feine Fäden mit dem basalen Epithel zusammenhing. Das ist ein zweites beweisendes Moment für eine Beteiligung an der Bildung, wenn auch nur im Sinne einer Verstärkung und Verdickung. Es wäre ja auch ganz unnatürlich, wenn gerade dieser Zone eine kutikulare Abscheidung fehlen sollte, die alles andere Zylinderepithel besitzt! Denn ohne die Basalmembran oder Subradularmembran ist jenes Epithel kutikularlos. Es wären hier genauer die Vorgänge beim Wachstum zu untersuchen. Wäre die Basalmembran ein ausschließliches

Produkt von Zelle ε, so wäre ihre leichtgewellte, horizontalgeschichtete Struktur schwer zu erklären. Nicht recht kann man Rössler (42) wie Beck (4) zustimmen, die sich mit der Erklärung lokaler Zellvermehrung für das Subradularepithel, dauernder lokaler Funktion und Zellkonstanz für die Odontoblasten begnügen. Für die Embryonalanlage und Entwicklung der Radula



Textfig. 38a, b, c. a Rachiszahn und 2 Lateralia von Vitrina pellucida (n. Wiegmann). b 2 Lateralia im Provil von Vitrina pellucida (n. Wiegmann). c. Übergangsformen von den Lateralen zu den Marginalen Vitrina pellucida (n. Wiegmann).

hätte das die Forderung zur Folge, die Ondotoblasten für absolut primär gegen die Basalepithelzellen zu erklären, da sonst die Abscheidung der Basalmembran nicht möglich wäre. Dieser Nachweis ist aber, meines Wissens, weder von jenen genannten Autoren noch von Schnabel (47) erbracht. Nach meinen eigenen Schnitten durch bereits sehr weit entwickelte Embryonen (ca. 5 Tage vor dem Ausschlüpfen) vermag ich in der Radulapapille keinen Unterschied zwischen vorderen Zylinderzellen und Odontoblasten zu erkennen, trotzdem bereits ca. 15 Zahnreihen gebildet sind. Sonach sind also die Odontoblasten dem Epithel der Mundhöhle wie den Stützepithelzellen der Subradularmembran direkt zu homologisieren, nur im Sinne steigender produktiver Differenzierung, die ihre Kerne weitet, ihren Chromatingehalt mindert. Dabei bestreite ich natürlich nicht, daß die Zahnbildung der gesamten Radula von dem genau umgrenzten Odontoblastengürtel ausgeht, denn ein Analogon einer fortlaufenden, kutikularen Abscheidung haben wir ja in der Bildungsleiste des Periostrakums. Ferner ist der Beweis Becks



Textfig. 39a u. b. Andere Übergangsformen von Vitrina diaphana u. Vitrina pellucida (39a n. Wiegmann).

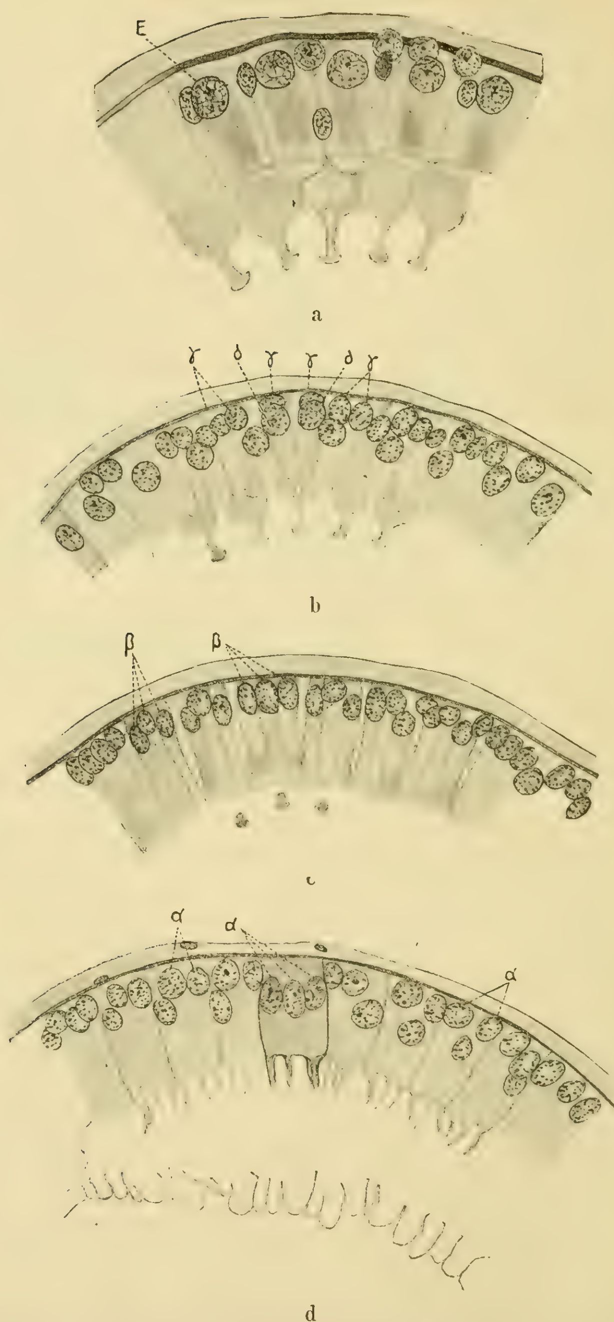
für die lebenslängliche Funktionstüchtigkeit gleicher Odontoblasten, nämlich das Vorkommen durchgehends verunstalteter Längsreihen, ziemlich zwingend, doch nicht absolut. Er könnte immerhin noch eine Vertiefung durch ein anderes Beweismoment vertragen. Becks Angaben hierzu kann ich bestätigen. Ich fand in zwei Fällen, bei V. elongata und V. Lamarkii, daß die Hauptspitze eines linken Marginalzahnes in der ganzen Längsreihe fehlte.

Zur Morphologie von α ist aus Fig. 7, Taf. IV ersichtlich, wie ihr oberer Pol sich in feine und gleichmäßig hohe Endfäden gliedert, die im optischen Bilde wie leicht gekerbt innig mit dem Endstück der Basalmembran verschmelzen. Ferner aus der gleichen Figur: Die Spitze der Basalplatte des jüngsten Zahnes reicht bis zum Pole von Zelle δ, die für die Abscheidung dieser Platte in Frage kommt. Die bedeutend schlankeren und nach vorn übergebogenen Köpfe der Zellen γ, β, α, die Bildner des eigentlichen Zahnes, sind in diesem Präparat dem jungen Zahnkörper nur genähert. Das schmalste, vorderste Köpfchen gehört einer Parallelzelle an, deren Kern im Schnitt nicht getroffen ist.

Zur Beantwortung von Punkt 1 untersuchte ich Basalschnitte durch die Papille. Eine erste günstige Gruppe erhielt ich in vier Schnitten zu 10 μ von V. brevis, ventralwärts geschnitten (Textfigur 40, *a*, *b*, *c*, *d*).

Die Bilder der einzelnen Schnitte gebe ich einzeln, um die Übersicht ihrer symmetrischen Lagerung, die für den Rachiszahn und seine zwei Nachbarn eine unleugbare ist, nicht zu verwirren. Die Schnittführung kann auch im günstigsten Falle keine wirklich horizontale Parallele im Ondotoblastengürtel haben, weil die Wände der Radulapapille gekrümmt sind. Die Schnittebenen, die die Bilder (Textfig., 40 *a*—*d*) ergeben, sind außerdem noch ziemlich steil zum Papillenverlauf zu denken, so daß wir in Bild 1 schon einen weitergebildeten und nicht mehr den jüngsten Zahn sowie die vordersten Odontoblasten, also ε, flächenhaft angeschnitten erhalten. — Im allgemeinen variiert die Zellbreite des ganzen Gürtels ziemlich stark. V. pellucida zeigte in einer Sagittalserie die schlanksten und am weitesten nach vorn übergebogenen Odontoblasten. —

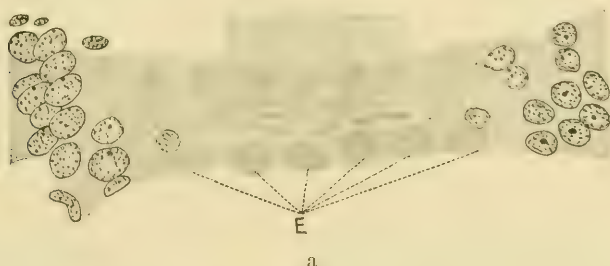
Der Schnitt 1 ist nun darum bemerkenswert, weil der Rachiszahn von zwei ε-Zellen, die durch die abnorme Größe ihrer Kerne zu erkennen sind, unterlagert ist, während die Lateralzähne deren nur eine haben. Dies Moment weist schon auf die Natur und ursprüngliche Entstehung dieses Mittelzahnes hin, nämlich auf seine Verschmelzung aus zwei Lateralzähnen. In einer anderen Serie von



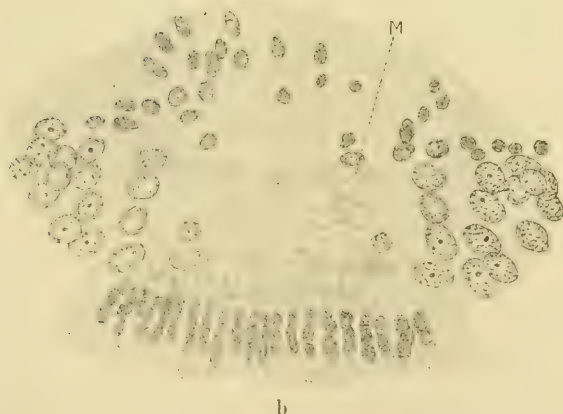
Textfig. 40a—d. Die Odontoblastengruppen des Rachiszahns und der benachbarten Lateralzähne von Vitrina brevis.

5 μ-Schnitten (V. brevis) ist dasselbe zu konstatieren (Textfig. 41). Damit widerspreche ich der Ansicht, daß allen Zähnen zwei halbe ε-Zellen, also durch jedesmalige Verschiebung um eine halbe Zellbreite, zukommen. Weitere Belege für meine Ansicht werden wir auch bei V. elongata kennen lernen. Jedesfalls gilt der BECKsche Befund nicht für die Vitrinen.

Interessant in seiner prinzipiellen Einheitlichkeit ist der Sekretionsvorgang von ε. Der Kern ist unverändert. Im Plasma



a



b

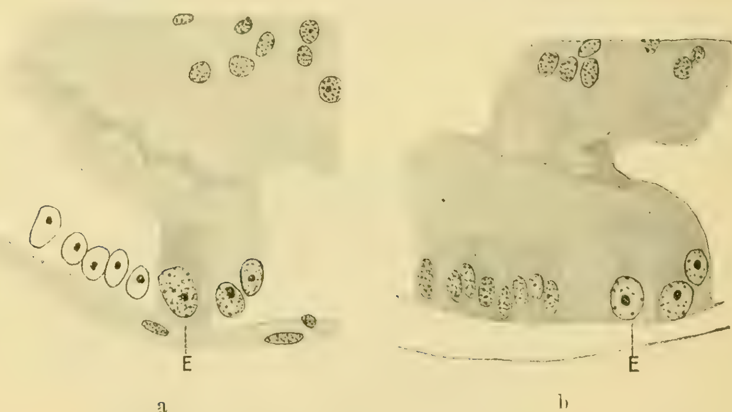
Textfig. 41 a u. b. Basalschnitte durch die gleiche Partie von Vitrina brevis (Kontrolle).

dagegen findet eine stärker getönte Verdichtung statt, die als Hof vor dem Kern polwärts liegt. Das Sekret tritt in feinen Fäden aus (Textfig. 42, ε), die zu einem Büschel vereinigt nach dem in Bildung begriffenen Teile der Basalmembran ziehen. Das jeweilig unfertige Stück der Membran überspannt als Bogen die Zelle, d. h. die Abscheidung beginnt peripher über einer Vakuole, die nachher von

innen weiter gefüllt wird. Benutzt man statt des gemischten Lichtes das Sonnenspektrum zur Durchleuchtung, so brechen jene Sekretfäden das Licht bei gelb-grün ziemlich stark und werden dadurch schärfer sichtbar.

Wir kommen wieder zu unserer ersten Frage, die bezüglich der Zellen δ, γ, β, α (nach ihrer Zahl) weiterzuführen ist. Es ist folgendes zu bedenken:

Die Durchmesser der Kerne in der Textfig. 40, *a—d* betragen ca. $5 \times 8\,\mu$. In einer Serie von 10 μ-Schnittdicke kann also kein Kern zweimal getroffen werden. Trage ich alle gesehenen Zellkerne ein, so muß ich notwendig die Zahl der Bildungszellen erhalten, da sich die Odontoblastenkerne leicht von denen der Schmelzzellen wie denen des Stützepithels unterscheiden lassen. Die Sicherheit verstärkt sich durch die Symmetrie der Kernlagerungen, in



Textfig. 42a u. b. Sekretion der 2. Zelle bei Vitrina clongata.

gut unterschiedenen Gruppen, die nach der Längsachse gezählt auch die charakteristische Fünfzahl ergeben. Denken wir an die erwähnte ziemlich steil von vorn oben nach hinten unten fallende Schnittrichtung — der Kopf des Tieres war beim Fixieren nach oben eingezogen worden —, so lassen sich jetzt die Zellen nicht nur zählen, sondern auch direkt bestimmen. Das zweite Bild (Textfigur 40, *b*) gibt uns zunächst Aufschluß über die Basalplatte des Rachiszahnes und der nächsten Lateralen. Wir finden nämlich im Komplex des Rachiszahnes zwei Zellen δ, für die seitlichen Nachbarn nur je einen vorgelagerten Zellkern, denn im Schnittbild unserer

Orientierung muß δ vor γ liegen. Das Kernpaar, was in Bild 2 Rachis- wie Lateralzahn gemeinsam haben, kann darum nicht δ, sondern muß γ sein.

Dieser Befund ist wichtiger für die genetische Wertung der mittleren Zahnreihe als die zwei angegebenen Zellen ε in der Mittelreihe. Er stellt für die Vitrinen eine Bestätigung zu dem noch klareren Beweis Plates bei Aneitella berghi. In Schnitt 3 sehen wir dann die β-Zellen, die in der Dreizahl vorhanden, getroffen; in Schnitt 4 schließlich die α-Zellen in gleicher Anzahl. In letzter Figur (Textfig. 40, *d*) ist zu beachten, wie der rechterseits vorgeschobene dritte Kern der Seitenzähne auf eine Beziehung zur Außenspitze zu deuten scheint, weil den symmetrischen Außenspitzen des Rachiszahnes auch symmetrisch gelagerte Kerne in derselben Figur entsprechen.

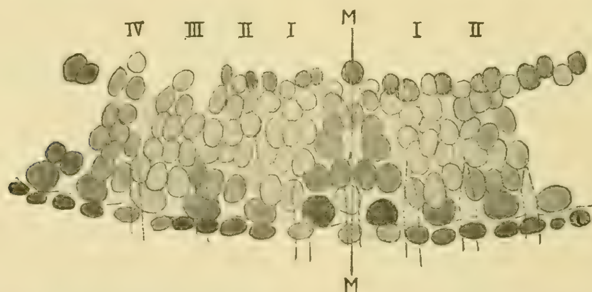
Also kommen bei V. brevis für den Rachiszahn 12, für die Lateralzähne je 10 Odontoblasten in Frage, eingerechnet die der Basalmembran.

Damit ist Punkt 1 vollständig, Punkt 2 zugleich zum größten Teile für V. brevis beantwortet.

Zur Kontrolle gebe ich noch Abbildungen von zwei 5 μ-Schnitten der Papille derselben Art, die annähernd basal, die Odontoblastenzone total fassen (Fig. 41). Sie zeigen mit großer Deutlichkeit die Zellkörper der ε-Zellen, die, als Kette verbunden (in Schnitt 1 besonders), oberhalb des Kerns in der dunklen Plasmahäufung geschnitten sind. Die Zahl ist nur für den Zellkomplex, der rechterseits (M) liegt und dem Rachiszahn anzugehören scheint, mit einiger Sicherheit festzustellen. Es spricht sowohl die Doppelzelle ε, wie die symmetrische Anordnung der δ-, γ-, β-Zellen dafür, daß wir es mit dem Rachiszahn zu tun haben. Von den δ-, γ-, β-Gruppen sind nur die oberen Hälse angeschnitten, weil diese Zellen als mittlere in der leichten Senke der Papillenkrümmung und also tiefer liegen. Die α-Zellen sind wieder höher gefaßt. Die Zählung ergibt 12 Anschnitte. Die zwei linksliegenden Komplexe sind auf ihre Zellelemente nicht sicher zu zählen. Desgleichen verwirrt sich weiter seitlich, wo die Kerne der Odontoblasten voll angeschnitten sind, das Bild vollständig wegen der gewölbten, steigenden Papillenwand. Nur ihre Fünfzahl in der Längsachse ist wieder markant. Beim Zusammenzählen gelangen wir also für M, also den Rachiszahn, zum selben Resultat wie nach den anderen Präparaten.

Am instruktivsten für die Beantwortung der ersten zwei Punkte war ein 10 μ-Schnitt aus einer Horizontalserie von V. elongata (Textfig. 43). Wieder finden wir zwei ε-Zellen für den Rachiszahn, nur je einen für die lateralen Zähne. Ich habe die zusammengehörigen Zellgruppen von $\varepsilon - \alpha$ in sinkender Tönung, für die einzelnen Zahnkomplexe verschiedene Helligkeitswerte gegeben. Die Zellkerne des Stützepithels wie der hinteren Schmelzzellen sind schraffiert. Abgesehen von den ε-Zellen liegen hier die Verhältnisse etwas anders. Es ergaben sich fünf δ-Zellen für den Rachiszahn, drei für die lateralen. Ferner zwei γ in der Mitte gegen drei auf den Seiten. Die β-Gruppe harmoniert. Die α-Gruppe ist für den Rachiszahn etwas unsicher, sie zeigt je drei für die Lateralia.

14 Odontoblasten bilden vermutlich mithin den Mittelzahn. 13 mit größter Wahrscheinlichkeit die Seitenzähne, ein-

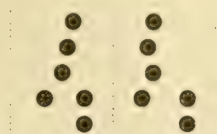


Textfig. 43. Basalschnitt durch die mittleren Odontoblasten von Vitrina elongata.

gerechnet die ε-Zellen bei E. elongata. Für die Klarstellung der Verhältnisse bei V. pellucida fehlten mir geeignete Schnitte, trotzdem mir von dieser Art die größte Zahl Serien zur Verfügung stand. Ebensowenig erhielt ich hier wie bei den anderen Arten glückliche Bilder von den Odontoblastengruppen der Marginalzähne. Ein Abnehmen der Zahl scheint aber ein logisches Postulat, wo die Rudimentation der Zähne in der peripheren Seitenzone fast bis zum völligen Schwund geht.

Ich untersuchte daraufhin die mit Alaunkarmin leicht angefärbte Radula von V. pellucida, an der das Odontoblasten- und übrige Zellpolster noch teilweise erhalten war. Hier ließen sich für die Marginalzähne bestimmte, wiederkehrende Gruppierungen erkennen. Man sah eine obere Basalzelle, darüber drei Zellen, die ein ungefähr gleichseitiges Dreieck bildeten und dann

noch zwei schief nach innen gelagerte Odontoblastenkerne. Das Bild entspricht etwa dem Schema:



Wir hätten also nur sechs erkennbare Zellen, deren es sicher in dieser Gegend noch mehr sind. Basal sind die Odontoblasten polygonal gegenseitig abgeplattet.

Die letzte Frage schließlich, ob der junge Zahn nach Verlassen der Odontoblasten in seiner Form bestimmt sei, läßt sich auch auf solchem Präparat nicht sicher entscheiden. Auf Schnittbildern scheint es, daß die Schmelzfäden des oberen Epithels schon auf dem Zahnkeim ruhen resp. sich ihm anschmiegen, während sein hinterer Teil sich noch in der Wirkungssphäre des Odontoblasten befindet. Diese Schmelzzellen zeigten denn auch eine gewisse Gruppierung in den mittleren Reihen (Textfig. 43). Es scheinen, kann ich leider wieder nur sagen, Systeme von wenigstens drei Zellen jedesmal zu sein. Für die dornförmigen Hauptspitzen der Marginalzähne bilden dagegen die Schmelzzellen auch die Form. Sie besorgen die schlanke Zuspitzung des Zahnes, denn die junge Zacke ist deutlich nicht bloß kleiner, sondern auch derber und stumpfer.

Die steigende Färbbarkeit der jungen Zähne, die außerhalb der Papille sich wieder verliert, läßt vermuten, daß die Schmelzsubstanz anders zusammengesetzt ist als das Sekret des Odontoblasten. Der Unterschied kann aber auch rein in der physikalischen Dichte des Stoffes seinen Grund haben, denn sowohl die flüssigen, aus den Zellen tretenden Sekretfäden wie die erhärteten, fertigen Zähne verweigern die Annahme von Farbe.

Zum Bau der Radulapapille im weiteren habe ich dem bekannten wenig zuzufügen. Die seitlichen Ränder sind symmetrisch etwa 240° nach innen eingerollt. Der Bindegewebspfropf, der den vorderen Raum der Papille füllt und in der Rinne ziemlich weit nach vorn wuchert, ist ja bekannt. Ebenso seine Deutung als Sperrapparat des noch nicht funktionstüchtigen Radulaabschnittes. Die gelappten wie rundlichen großen Kerne in den vakuoligen Zellen dieses vesikulären Bindegewebes, die Beck beschreibt, kann ich auch für die Vitrinen bestätigen. Die un-

regelmäßig gelappte Kernform korrespondiert ganz mit denen der Körperhaut, die unter der Schalenhaut den Eingeweidesack als Plattenepithel bedeckt.

Bei V. pellucida fand ich als sekundäre Sperreinrichtung zwei feine Bänder (bindegewebiger oder muskulöser Natur?), die am hinteren Teile der Radulaspreite beiderseits die Radulamembran für sich mit den Stützbalken verbanden (Textfig. 48). Die Lage der Speichelgänge ist die gewöhnliche am Pharynx, zu beiden Seiten des Ösophagus, ein Stück über den Buccalganglien. Innen münden sie ziemlich weit vorn, etwa auf der Mitte der freien Radulalänge, als Rinne in die Mundhöhle.

Die Speicheldrüsen.

Die Speichelgänge, die aus flimmerlosem, kubischem Endothel und einer sehr zarten Längs- und Quermuskulatur aufgebaut sind, deren äußerer Wandung häufig noch Bindegewebszellen anliegen, laufen in der bekannten Weise durch den Ganglienring (Cerebro-Pedo-Visceralring) am Ösophagus abwärts. Sie treten als Hauptkanal in die gelappten, meist miteinander verwachsenen Speicheldrüsen ein, die den Schlund hier unregelmäßig umfassen. Die Drüsen sind mattweiß bis elfenbeinfarbig getönt. Ihr Bau ist bei den Vitrinen ein Übergang der azinösen zur tubulösen Form. Das Epithel des Hauptkanals erniedrigt sich in den Nebenkanälen zum Plattenepithel. An den Köpfen dieser Nebenkanäle vermag ich keine Zilien zu sehen, die Süßwasserpulmonaten — Limnaea — zukommen, Nacktschnecken und Heliciden aber gleichfalls fehlen.

Was nun die Sekretzellen der Drüse anlangt, kann ich nicht so viel qualitativ verschiedene Typen finden wie Meisenheimer (26) für Helix pomatia angibt, nämlich fünf Formen. Pacant et Vigier unterscheiden drei Typen, nämlich: 1. Schleim; 2. Ferment, granulöses; 3. transparente Zellen. Andererseits nach der Zellstruktur auch fünf Arten, nämlich: a) punktierte, b) alveoläre, c) granulöse, d) zystische, e) muköse.

Ich halte diese Einteilung nicht gerade für sehr glücklich, denn sie bezieht sich sowohl auf Sekretions- wie Wachstumsphasen, also auf physiologisch verschiedene Elemente. Ich kann z. B. bei V. pellucida nur zwei typisch verschiedene Zellformen finden. Die ersten sind Schleimzellen von großer Ähnlichkeit des Zellinhaltes mit den einzelligen Schleimdrüsen der Körperwandung. Sie haben eine blasig-maschige, vakuolige Struktur, deren

Plasma sich mit Hämalaun intensiv bläut. In Eisenhämatoxylin tritt der Kern klarer hervor, Sekret und Plasmafärbung zurück. Der Kern ist ziemlich klein, doch ausgesprochen kugelig, hat mittleren Chromatinreichtum und runden Nukleolus. Eine Sekretionsphase oder Modifikation liegt vor, wenn das Zellinnere noch mit jenen stark färbbaren Körnern, die in kleinen Bläschen liegen, erfüllt ist und die ich bereits für die kleinen Drüsenzellen des Integuments und die Zellen der Fußdrüse beschrieb.

Der zweite Zelltypus ähnelt stark den LEYDIGschen Zellen. Der Kern ist viel größer, sphärisch rund mit elliptischem Nukleolus. Die junge Zelle hat ein gleichmäßig fein verteiltes Plasma. Mit fortschreitender Entwicklung lockert sich das Plasma zu einem feinmaschigen, strahligen Gerüst, es bilden sich dunklere Anlagerungen um den Kern, die ihn unregelmäßig geformt erscheinen lassen. Nicht wird aber die Kernform bei dem Prozeß angegriffen, wie es den bisherigen Beschreibungen zu entnehmen ist; stets nur der Chromatingehalt. Langsam bilden sich dann im Innern der Zelle gelbe, runde, lichtbrechende Sekrettröpfchen, die allmählich die ganze Zelle in dichter Masse erfüllen, wobei der Kern zusehends an Chromatingehalt verliert und abblaßt. V. diaphana, V. elongata und V. brevis bieten im Prinzipiellen keinerlei Unterschiede. Ich halte die erste Zellart für reine Schleimbildner, denen vor allem die Rolle zukommt, dem Sekret der zweiten Zellform, das den fermentierenden Bestandteil, das Enzym, darstellt, als Medium zu dienen.

Für Helix ist dies Ferment als echte Diastase erwiesen. Dasselbe wird wohl auch für V. pellucida zutreffen, die nach neueren Beobachtungen ein reiner Vegetarier ist.

In welcher Weise der Ersatz der Drüsenzellen erfolgt und die Resorption der alten, habe ich nicht untersucht. Es leuchtet mir aber wenig ein, daß sie aus dem Epithel der Ausfuhrgänge entstehen sollen. Viel wahrscheinlicher scheint mir der Ersatz aus den jungen Bindegewebszellen der umflechtenden Wandung, homolog den einzelligen Drüsen der Haut. Dafür spricht mit großer Deutlichkeit eine HEIDENHEIN-Eisenhämatoxylinserie von V. pellucida, in der viele junge Zellen sichtbar sind. Sekundäre resp. gar tertiäre Ausfuhrgänge fehlen den Vitrinen in geschlossener Form überhaupt und sind nur als Bindegewebsmaschen ausgebildet.

Von den NALEPAschen sekundären Speicheldrüsen am Pharynx ist bei allen untersuchten Vitrinen nicht das Geringste zu finden.

Vielmehr verjüngen sich die Speichelgänge vor ihrem Eintritt in die Pharynxwandung etwas in ihrer Weite.

Der Ösophagus.

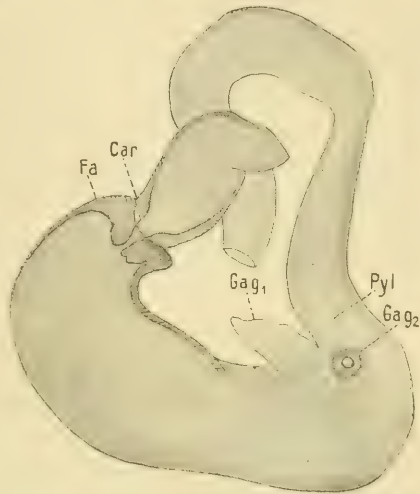
Der Schlund steigt nach seinem noch ziemlich hoch dorsalen Austritt aus dem Pharynx (Textfig. 30) mit kropfartiger Erweiterung abwärts. Der Durchtritt zwischen Cerebral- und Visceralganglien ist ziemlich enge. Es können also kaum größere Nahrungsstücke auf einmal verschlungen werden. Die Wandungen sind bei V. pellucida auffallend kräftig. Hier kann man auch zwei ausgesprochene, dorsale und vier bis fünf ventrale Längsfalten unterscheiden, die mit der Kontraktion nichts zu tun haben, sondern leistenartig ausgebildet sind. Das Zylinderepithel, das von der Gaumendachfalte bis zur Kardia Flimmern trägt, ist bei V. pellucida am höchsten. Erst im unteren Teile, wo sich der Schlund kropfartig erweitert, finden sich spärlich eingestreute Becherschleimzellen, die auch wieder nur bis zur Kardia reichen. Das Speiserohr der Gebirgsvitrinen unterscheidet sich recht erheblich hiervon.

Die Ring- und Längsmuskulatur wie die Bindegewebshülle ist bei allen vier Arten gleichmäßig schwach. Die epitheliale Wandung ist dagegen bei den letzteren drei bedeutend niedriger, ja so dünn, daß man die aufgenommene Nahrung durch die Wandung hindurchschimmern sieht.

Zweitens ist seine Länge viel geringer und er geht ohne deutliche Kardia in den Magenteil über, der sich morphologisch nur durch eine Erweiterung, sein Ende durch die Mündung der Gallengänge markiert. Der Unterschied zwischen den Arten muß biologische Gründe haben. Nach Untersuchungen Simroths scheinen die Gebirgsformen in erster Linie sich von niederen Kryptogamen — also kutikularlosen Pflanzen — oder vermodernden Pflanzenresten zu nähren. Gelegentlich sind sie auch karnivor. V. pellucida bevorzugt nach meinen Beobachtungen an Gefangenen dagegen grüne Phanerogamen, so Löwenzahn, Lattig, wilde Möhre, Salat. V. pellucida besitzt darum, wie wir noch weiter bestätigt finden, ein kräftigeres Verdauungssystem.

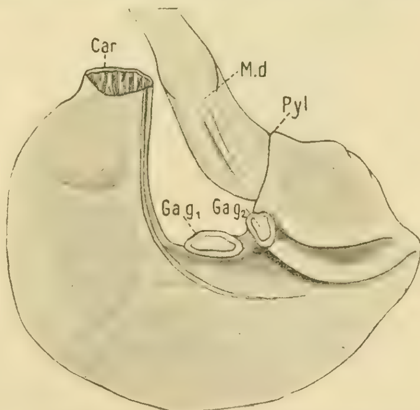
Mit dem Eintritt des Speiserohres, dessen zwei dorsale Leisten sich hier wieder kräftig erhöhen, in den Magen, verlieren sich das Flimmerepithel und die Schleimbecherzellen vollständig. Dagegen verstärkt sich die Cuticula der Epithelzellen im Magen und seine Muskulatur vermehrt sich zu dichteren Bündeln.

Die Kardia, die durch ihre Einstülpung und sechs hohe Falten, von denen zwei in Textfig. 44 markiert sind, bei V. pellucida allein deutlich ausgebildet ist, ist auch nur bei dieser Form von einem kräftigen Muskelband umspannt, das sich über die übrige Ringmuskulatur heraushebt. Diese Kardiaeinstülpung fand ich in der Literatur nicht erwähnt. An einem anderen Tier war der Pylorus eingestülpt und die Kardia gestreckt (Textfig. 45), also das umgekehrte Verhalten. An andern sezierten wie geschnittenen Tieren fehlten beide Einstülpungen. Aus diesem Grunde halte ich jene Verhältnisse für Kontraktionsphasen der Verdauungsmechanik.



Textfig. 44. Magen von Vitrina pellucida 40mal vergr.

Die Magenwandungen selbst bieten im Totalpräparat ein reichverzweigtes Netzwerk, was nicht durch Faltung, sondern durch das wechselnd hohe und niedrige Zylinderepithel bedingt ist. Dies Leistensystem liegt quer zur Längsachse. Dadurch wird verständlich, wie ein gediegeneres Durcharbeiten der Nahrungsmassen ermöglicht wird, weil sie durch die Querleisten zwischen den Magenwänden festgehalten werden. Das Coecum, in das die (Leberostia) Gallengänge sich öffnen — der der linken Leber in der inneren Coecumbiegung, der der rechten auf der Außenseite des Blindsackes —, ist wenig entwickelt und eigentlich nur durch eine gefaltete Ecke und den scharf übergebogenen Pylorus geschaffen. Nach dem bis auf

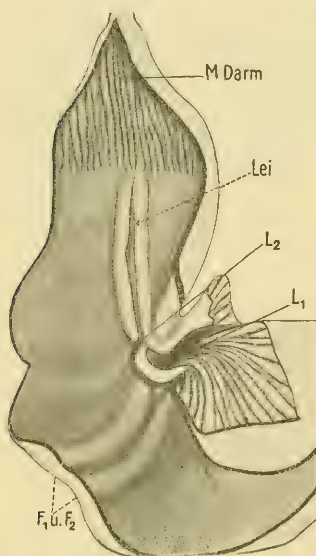


Textfig. 45. Magen von Vitrina pellucida in anderem Stadium.

die Speichelfermentierung bisher mechanischen Verarbeitungsprozeß der Nahrung, wird sie zur weiteren chemischen Spaltung von dem Lebersekret durchsetzt.

Die linke Leber setzt sich bekanntlich aus drei Lappen zusammen. Die Lage dieser Lappen zu den anderen Organen variiert nur sehr wenig bei den einzelnen Arten.

Der vorderste schmiegt sich an die hintere Nierenbasis und andererseits an den letzten Bogen des Mitteldarmes. Rechts vorn stößt er an die Eiweißdrüse, die auf der Höhe ihrer Entwicklung den genannten Darmteil vollkommen umlagert. Der zweite Lappen ist länger und schmäler. Er legt sich zwischen den verkehrt S-förmig gebogenen Mitteldarmschenkel. Der dritte, hinterste und größte liegt nach rechts unten an dem austretenden Darm, mit seinem vorderen Teil auf dem Magen selbst (Textfig. 10). Die einzelnen Lappen der rechten Leberdrüse lassen sich schwer isolieren. Sie sitzt als kompakte Masse, die einen Ausguß der letzten 2—1½ Windungen darstellt, direkt dem Coecum auf.

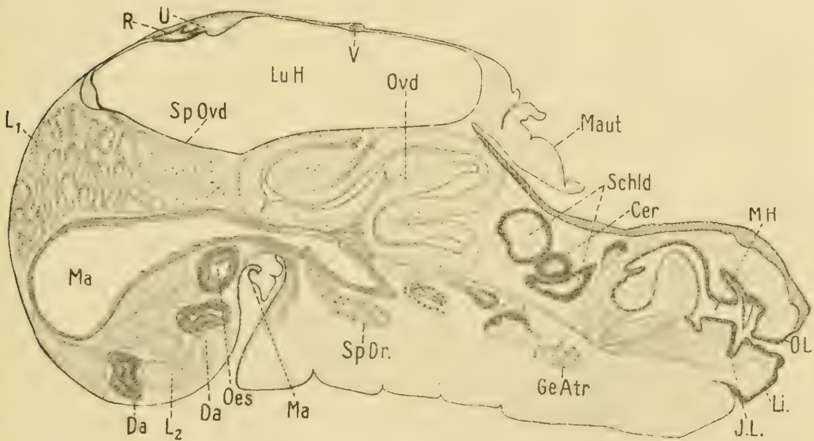


Textfig. 46. Zökum von Vitrina pellucida.

Die innere Skulptur des Coecums weicht in ihrem Bau von Helix ab, wenn auch prinzipiell das Gleiche erreicht wird (Textfig. 46).

Zunächst verhindern zwei darmwärts gelegene tiefe Falten des dorsalwärts übergebogenen Blindsackes ein Hineingleiten der Nahrungsstoffe in den Darm (F_1 u. F_2). Der Zugang zur ersten Leber wird durch deren weiten Gallengang, der mit wohlentwickelten Faltenzügen bedeckt ist, erleichtert. Eine bogenförmige, hohe Leiste (*W*) verhindert dabei ein Ausweichen der verdauten Massen nach der freien Seite. Was trotzdem an Verdauungsstoffen übertritt, wird zum rechten Lebergang geführt. Eine ungeheuer starke Flimmerbedeckung, die an der Grenze zwischen Lebergang und Leber zu allseitig flimmernden Kolben durch die erhöhten, vorgewölbten Leisten wird, unterstützt die Bewegung des Säftestroms.

Ist die Lösung und Resorption durch die Leber beendet, so streckt sich der Pylorus, der vorher vermutlich eingestülpt war (Textfig. 50) und die Stoffe werden durch zwei mächtige Längsleisten (*LL*), von denen die eine am Ostium der großen Leber, die andere an dem der rechten Leber ansetzt, nach dem Mitteldarm geführt. Dort laufen sie jäh aus. Hier beginnt der Mitteldarm mit einem feineren, häufig ineinander überfließenden Längsfaltensystem nach dem Prinzip der vergrößerten Oberfläche (Textfig. 46). Das Relief des Coecums wie Mitteldarmkopfes bei V. pellucida ist also von dem bei Helix, nach Biedermann und Moritz, wie bei Buliminus nach Beck ziemlich wesentlich verschieden.



Textfig. 47. Allgemeiner Sagittalschnitt durch Vitrina pellucida.

Bedeutend einfacher ist dieser eben beschriebene Teil des Darmtrakts bei den drei Gebirgsvitrinen. Der Schlund ist sehr kurz; die Kardia, die sich hin und wieder durch schwache Stülpung oder Einschnürung kenntlich macht (V. brevis), liegt gleich hinter dem Nervenring. Der Magen ist nur langgestreckt schlauchförmig und gliedert nicht annähernd morphologisch so stark sich ab wie bei V. pellucida, bei der er auch eine halbe Windung auf der oberen Außenseite, durch die Schale schon sichtbar, einnimmt.

Das Flimmerepithel des Schlundes setzt sich bei V. elongata bis in den Magen hinein fort. Die becherförmigen Schleimzellen fehlen ganz. V. brevis hat normales Wimperepithel bis zur Kardia,

außerdem aber mehr eingesprengte Schleimzellen als V. pellucida. Im Ösophagus der beiden V. diaphana vermag ich eine Bewimperung mit Sicherheit überhaupt nicht festzustellen, trotzdem an anderen Stellen das Wimperepithel gut erhalten ist, die Fixierung also nicht in Betracht kommt. Ebenso sind alle anderen Teile bis zum Anfang des Darmes ohne Wimperepithel und alle Schleimzellen.

Die drei Lappen der linken Leber sind auch bei den Gebirgsformen in entsprechender Lage vorhanden; ihre Größe tritt aber im Verhältnis zum Körpervolumen etwas zurück. Von einer direkten Größenreduktion, vermutlich durch die Schalenrückbildung mitbedingt, die zuerst den Spindelkomplex verkleinert, wird die rechte Leber getroffen. Bei V. pellucida füllt sie in mächtiger Entwicklung noch die letzten zwei Windungen, und die Zwitterdrüse des geschlechtsreifen Tieres verschwindet vollkommen in ihrer Masse. Bei V. elongata und V. brevis aber überwiegt die reife Genitaldrüse vollkommen diesen Leberteil. Die Eiweißdrüse beeinträchtigt sekundär die linke Leber, besonders bei V. diaphana. Die Färbung der Leber variiert von dunklem Schwefelgelb und Hellocker bis zum reinen, dunklen, kräftigen Braun. Vermutlich je nach dem Verdauungszustand, denn die Farbendifferenzen treten bei derselben Art auf. Die Innenwände der Gallengänge tragen ein kräftiges Wimperepithel, das sich in einem Falle bei V. brevis auch auf einige sekretorische Leberzellen fortsetzte, wo es sonst durchweg fehlt. Die Plasmastruktur der Magenwand- und Gallengangszellen ähnelt sich bis auf die Flimmern sehr. Die hohen Zylinderzellen buchten sich in Wülsten vor, das plasmatische Zellgerüst ist feinmaschig-wabig, der Kern langgestreckt oder elliptisch und im Fuße der Zelle, doch nicht hart basal gelagert.

Der histologische Bau der Leberteile stimmt mit Helix im großen und ganzen überein. Unter dem Plattenepithel der Körperhaut, das hier die eigentümlich unregelmäßig gelappten großen Kerne besitzt, folgt eine feine Muskelschicht — Rest des Hautmuskelschlauches —, deren Fasern man nur hin und wieder erblickt, so daß sie an vielen Stellen ganz zu fehlen scheint. Das Muskelnetz ist also sehr weitmaschig gespannt. Darunter folgt eine Bindegewebshaut, die als strukturlose Membran die Tubuli umhüllt. In ihr fand ich im Gebiet der rechten Leber große Mengen einer fettähnlichen, wasserklaren Flüssigkeit abgelagert ohne Beziehung zu Zellen. Sie hielten sich scheinbar nur durch Adhäsion

in Form großer und kleinerer flacher Tropfen. Erst dann kommt die eigentliche Tunica propria (intima?), die als bindegewebige Schicht mit zahlreichen Kernen sich in jede Tubulusfalte mit einsenkt.

Der Bau der Tubuli im ganzen ist bei V. diaphana (Lauchagrund) auffallend locker, das sekretorische Drüsenepithel sehr niedrig. Die einzelnen Lumina sind dadurch bedeutend weiter als bei den anderen Arten, die innere Oberfläche ist dementsprechend geringer.

Ich finde nun nie in den Tubuli, entgegen der Darstellung Meisenheimers für Helix pomatia, den Mageninhalt mit den gröberen Restkörpern der Nahrung, sondern immer nur einen ziemlich feingranulierten Verdauungssaft.

Ein Hin- und Herüberpressen der gesamten Massen zwischen Magen und Leber, wie Meisenheimer beschreibt, findet also, wenigstens bei den Vitrinen, nicht entfernt in dem Grade statt. Was zur Leber und in sie hinein wandert, ist ein Flüssigkeitsstrom mit gleichmäßig kleinen, darin suspendierten Teilchen. Alle gröberen Stoffe, Membranreste u. dgl. bleiben im Magen liegen.

Die drei Zellarten Barfurths (3) lassen sich bei allen Arten leicht feststellen. Seine Untersuchungen sind bekanntlich von Biedermann, Moritz u. a. erweitert. Danach hat die Leber folgende Funktionen:

1. Verdauung durch die Fermentzellen (Barfurth) = Sekretzellen (Biedermann). Sekret: peptisch + tryptisch.
2. Exkretion und Resorption durch die Leberzellen (Barfurth) = Resorptionszellen (Moritz).
3. Sekundäre Sekretion und Speicherung durch die Kalkzellen.

Die als echte Fermentzellen (1.) geltenden Zellformen haben eine mittelbreite Basis. Der Kern ist ziemlich klein und im wandständigen Plasma oft auf die Seite gerückt. Im übrigen Zellraum spannt sich eine größere oder kleinere Vakuole — ich beobachtete nur eine —, in deren Lumen morulaförmig verschmolzene reingelbe Körper liegen, die das Licht ziemlich stark brechen. Die lebensfrischen Fermentzellen bieten dasselbe Bild. In großer, fast kreisrunder Vakuole lagert das Ferment in Traubenform. Ob gelöst als zähe Tröpfchen oder fest, ist so nicht zu entscheiden Nach Barfurth sind sie der Zahl nach am seltensten. Ich habe

keine Zählung darüber angestellt, sie bei manchen Tieren in vielen Tubuli aber auffällig reich vertreten gesehen.

Die zweite Form, die Leberzellen = Exkretzellen BARFURTHS sind in der Meistzahl vorhanden. Sie sitzen auf schmalem Stiel und ragen mit verbreitertem Pole in den Tubulus. Ihr Kern ist klein und liegt basal. Das Plasma ist von feinen, braunen Körperchen durchsetzt, die nach BARFURTH das Exkret darstellen und in den Darm abgegeben werden. Bei V. brevis sehe ich, wie sich die braunen Körner in einer basalen, kleinen Vakuole sammeln und erst danach zum keulenförmigen Pol transportiert werden. Vermutlich meint BECK, wenn er von Bläschen spricht, diese Vakuole. Von einem Resorptionsvorgang (MORITZ) weiß ich nichts zu finden. Im lebensfrischen Präparat erscheinen Leberzellen, sobald sie frei isoliert sind, kreisrund mit zentraler Vakuole und peripher verteiltem, granulierten Plasma. Der Vakuoleninhalt besteht aus schmutziggelben Konkrementen. Der Kern ist sichtbar und kugelig-sphärisch.

Nun haben freilich diese schmutziggelben Kügelchen, die mit den Fermenttropfen nicht zu verwechseln sind, eine so geringe Ähnlichkeit mit den braunen Krümchen, die der Schnitt wie der Ausstrich in den Leberzellen zeigt, daß wir sie eventuell als resorbierte Nahrung betrachten könnten! Die Kalkzellen fallen nach Größe wie Struktur eigentlich zuerst in die Augen. Sie haben eine breite, lange Basis und sitzen in dreieckiger Form häufig in den Ecken der Tubuli. Der Kern ist sehr groß und chromatinreich gegen den der anderen. Desgleichen der Nukleolus, der auch den anderen nicht fehlt. Der Kalk wird nach BARFURTH als Phosphat abgeschieden. Der Prozeß der Abscheidung hat große Ähnlichkeit mit der des Ferments in den Speicheldrüsen. An den Kern lagern sich Plasmastränge, zwischen denen die Bläschen auftreten. Man sieht Tröpfchen grünlich bis gelblich, andere reinweiß und durchsichtig. Das Licht wird nicht stark gebrochen.

Nun fand ich bei MEISENHEIMER die Angabe, daß auch die Kalkzellen als Speicherer und zwar für Fette erkannt worden sind. Di- und Trikalziumphosphat lösen sich leicht in verdünnten Säuren. Auf ganz feinen Zupfpräparaten erfolgte nach Zusatz von Salz- oder Essigsäure nur teilweise Auflösung. Die gelblichen Bläschen zeigten sich in den Kaltzellen resistent bis zum Eintrocknen des Präparates, während ein Teil gelöst wurde. Dasselbe war in schwächerer Form bei den Serien zu beobachten, wo das Material mit Zusatz von Essigsäure normal 2:100 fixiert

war. Daraus schließe ich, daß auch die Kalkzellen, vielleicht nur temporär und quantitativ in zweiter Linie, als Resorptionszellen zu betrachten sind!

Mittel- und Enddarm.

Der Verlauf des Darmes ist bei allen Arten topographisch ziemlich einheitlich.

Er geht zunächst nach dem Auslaufen der beiden beschriebenen hohen Leisten, hinter denen er sich halsartig einschnürt (Fig. 45 u. 46), unter dem Schlund, danach unter dem Aortenstamm hinweg nach links, steigt aufwärts bis zur Nierenbasis und wendet sich von hier in der verkehrt S-förmigen Schleife rückwärts. Darauf tritt er wieder tiefer in den Körper ein, berührt sich fast mit der zweiten Darmschlinge und durchläuft von hier in ziemlich gerader Richtung nach rechts vorn zuerst die Eiweißdrüse, die ihn meist vollkommen umwächst, weiter eng parallel dem sekundären Ureter die rechte Grenze der Atemhöhle, wo er kurz über dem Spirakulum und etwas tiefer als die Harnpapille, vom Nierenporus nur durch eine niedrige Falte geschieden sich öffnet. Die drei Semilimaces holen die S-Schleife nach oben wie nach unten nicht so weit aus wie V. pellucida. Ihr Darm ist also ein gutes Stück kürzer.

Vom histologischen Bau des Mitteldarmes habe ich einen Punkt zu diskutieren. Meisenheimer wie Beck, betrachten den Darm physiologisch nur noch als ableitendes Rohr, nicht als noch irgendwie resorbierende Fläche. Ja, Meisenheimer betont ausdrücklich, daß dem Darm eine resorbierende Tätigkeit vollkommen abgehe. Meisenheimer stützt seine Angabe vermutlich auf einen zweiten Autor, der hierfür haftbar zu machen ist.

Im Pulmonatenbande Simroths von 1912 wird den Darmepithelzellen nach Gartenauer, Rina Monti und Yung Fett- wie Glykogenresorption zugeschrieben.

Das trifft auch für die Vitrinen zu. Der vordere Teil des Mitteldarmes, von der Stelle an, wo die aus dem Coecum ableitenden zwei Leisten auslaufen (Taf. IV, Fig. 8), ist voller Resorptionszellen, während die Flimmerzellen und vor allem die Schleimzellen, die Beck als allein das Darmepithel konstituierende Element angibt und zeichnet, zurücktreten (Taf. IV, Fig. 10). Diese Resorptionszellen (*Rz*) sind große, oft sackförmige, kolbige Zellen mit großem, runden, chromatinreichen Kern, ähnlich den Kalkzellen der Leber. Oberhalb des Kerns ist der ganze Zellraum von kleinen,

schwachgelblichen Kugeln oder Tröpfchen angefüllt. Die flaschenförmigen Schleimzellen dazwischen, die ihr Sekret büschelstrahlig ins Darmlumen abgeben, sind dagegen so intensiv schwarzblau mit Hämatoxylin gefärbt, daß eine Verwechslung sich ausschließt. Die Resorptionszellen brauchen nicht auf der ganzen Strecke, die sie besetzen, in voller Resorptionsphase zu sein, wie Fig. 8 auf Taf. IV beweist, die von demselben Tier wie Fig. 9a stammt. In beiden Fällen aber unterscheiden sich die Zellen, denen ich Resorption zuschreibe (*Rz*), deutlich von den gewöhnlichen Darmzellen (Fig. 9b).

Die beschriebenen Zellen müssen also wohl als resorbierende Elemente gedeutet werden! Zwischen die großen Zylinderzellen schieben sich durchgehends schmale Stützzellen (Taf. IV, Fig. 8, *Stz*). Die Cuticula ist besonders im ableitenden Darmrohr sehr kräftig entwickelt und trägt überall Flimmern. Im letzten Drittel des Mitteldarmes und des Rektums fehlen sie ganz. In dem letzten Mitteldarmteil finden sich die gestielten, fächerförmigen Flimmerzellen und die Schleimzellen, die Beck auf Taf. IX, Fig. 24 abbildet. Das Rektum (gerechnet vom Eintritt in die Lungenhöhle) hat eine stärkere zirkuläre wie longitudinale Muskulatur, die es meist sternförmig zusammenfaltet. Außerdem einen weit größeren Reichtum an Schleimzellen, deren basale Kolben sich meist in das umgebende Bindegewebe verlagern, weil das eigentliche Epithel gegen das des Mitteldarmes erniedrigt ist. Die Schleimzellen entsprechen histologisch den einzelligen Schleimdrüsen der Haut. Von den vielzelligen Drüsenschläuchen Gartenauers finde ich bei den Vitrinen keine Spur.

Als Allgemeinresultat konstatieren wir also: die Gebirgsformen besitzen das Zonitidengebiß mit pfriemenförmigen Marginalzähnen, das nach Simroth auf eine räuberische Lebensweise deutet.

Das gesamte Darmsystem vom Schlund bis zum Rektum ist schwächer ausgebildet als bei V. pellucida, die rein herbivor zu sein scheint.

V. diaphana (Lauchagrund) stellt hierin unter den Gebirgsvitrinen das Minimum dar.

Ein Coecum am Ende des Mitteldarmes, das bei Limax vorhanden ist, fehlt den Vitrinen ganz.

Man geht vielleicht nicht fehl, wenn man den Unterschied, den wir zwischen V. pellucida und den Semilimaces fanden, auf die Nährstoffe zurückführt. Die erste Art frißt vor allem grüne Phanerogamen, die anderen Arten niedere Kryptogamen mit teil-

weiser Bevorzugung von Fleischnahrung (Insekten, Würmer usw.), wie eine größere Tabelle von SIMROTH (62) und meine eigenen Erfahrungen gelegentlich beweisen.

VIII. Das nervöse System.

1. Die Ganglien und peripheren Nerven.

Die geringe Zahl der untersuchten Arten, deren Auswahl nicht nach systematischen Gesichtspunkten erfolgen konnte, sondern sich eben rein siedlungsgeographisch auf die einheimischen Formen erstreckt, bietet bei den teils recht geringen oder feinen Unterschieden des Nervensystems keine festen Angelpunkte für eine wirkungsvolle Vergleichung.

Etwas speziellere Angaben über die Ganglien und teilweise periphere Nerven finde ich in WIEGMANNS Notizen (71). Sie sind jedoch durchgehends lückenhaft und bedürfen der Korrektur wie Ergänzung.

Das periphere System wie die Morphologie der Ganglien stellte ich hauptsächlich durch dorsale und ventrale Sektion fest. Gerade die letzte, wenig geübte Methode, bei der ich durch einen langen Medianschnitt längs der Sohle die sekundäre Leibeshöhle öffnete, bot eine wichtige Ergänzung zur ersteren.

Die Ganglien sind in der für die Pulmonaten typischen Zahl vorhanden:

2 Cerebralia,
2 Buccalia,
2 Pedalia,
2 Parietalia,
1 Abdominalia,
2 Pleuralia.

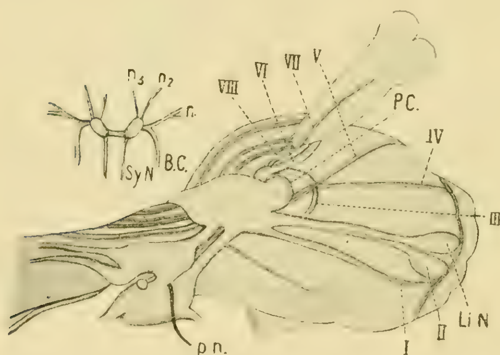
Die letzten fünf verschmelzen in der Regel so weit, daß nur noch aus dem Ursprung der Nervenstämme auf den Charakter des Ganglions geschlossen werden kann.

Die Zerebralganglien sind durch eine kurze Kommissur verbunden, die relativ stärker ist als bei Helix, ohne dabei länger zu sein. Am kürzesten ist sie bei V. pellucida (Textfig. 10), wo die Ganglien, von oben gesehen, als dreieckig-herzförmige Lappen mit der leicht ausgezogenen inneren Ecke unmittelbar aneinander stoßen. Der Querschnitt stellt ein dreiseitiges Prisma dar.

Eine Gliederung, analog Helix, in Proto-, Meso- und Metacerebrum ist äußerlich morphologisch kaum zu machen, denn der dem Protocerebrum entsprechende Teil liegt als halbkugelige, nervenfreie Region der Hauptmasse seitlich angegliedert (Textfig. 48 *PC*). Meso- und Metacerebrum bilden eine morphologische, wie auch funktionelle Einheit.

Von diesen Ganglien gehen jederseits nur neun Nerven ab, von denen acht rein sensorische Funktionen haben.

1. Entspringt von der Unterseite der Vorderregion, weit nach außen, ein sehr kräftiger Nerv (Nerv. labialis externus, Textfig. 48 *I*). Er zieht als äußerster und tiefster nach vorn zu den Lippen, wo er vor allem die zwei großen inneren Lippen innerviert und sich noch nach oben im Bogen geweihartig verzweigt.



Textfig. 48. Kopfnerven von Vitrina pellucida.

2. Dicht über ihm geht der Nerv des kleinen Fühlers und des Mundlappens ab. Er gabelt sich auf ca. fünf Sechsel seiner Länge in zwei ziemlich gleichstarke Äste, deren Einzeldurchmesser hinter dem gemeinsamen Stamm nicht zurücksteht. Beide Nervenäste verdicken sich schnell zu den entsprechenden Ganglien des kleinen Fühlers und des Mundlappens (Semperscher Organ!); die Anschwellung zum Ganglion erfolgt bei letzterem von kleineren zu größeren Knoten. Der Kopfteil ist birnenförmig (II).

An dritter Stelle nach oben entspringt ziemlich tief auf der Unterseite des Ganglions das Zerebro-Buccalkonnektiv (III).

Als 3. Nerven finden wir den schwächeren N. labialis internus (IV), der einmal die obere und vordere Fläche der Kopfhaut, wie etwas zurückgelegene Teile der segmentierten Oberlippe versorgt, wo er als 2. Nerv die zum Semperschen Organ zu zählenden Ganglienknoten bildet.

Der 4. Nerv ist der N. peritentacularis externus (V), der sich zunächst an den Seitenwänden der Kopfhaut, der Hauptast an der Basis der Fühlerscheide verzweigt.

Hierauf folgt am Ganglion jene halbkugelig vorgewölbte sensorische Region, das Protocerebrum bei Helix, von der keine Nerven ausgehen und das sich histologisch streng von der übrigen Ganglienmasse unterscheidet. Es ist das der seitliche akzessorische Lappen von Pelseneer, der Sinneslappen von Böhmisch. Dieser Teil besteht nämlich ausschließlich aus einer Häufung der kleinen Nervenzellen, deren runder Kern nur von verschwindenden Plasmaresten umlagert ist und die wir überall in den aufgeteilten Ganglien der Fühler und anderorts wiederfinden. Es sind die petites cellules à noyau sphérique (sans nucléole!) von Nabias (30). Sie zeigen eine scheinbar gesetzmäßige radiäre Anordnung, die nach dem kleinen, inneren Markhof, der Halbkugel, die aus der „Substance pontuée“ besteht, konvergieren.

Hart an der Basis dieses Protocerebrums nach innen entspringt der 5. und 6. Nerv. Der 5. ist der Tastnerv des großen Fühlers, dessen Stärke aber hinter Nerv 2 zurücksteht. Meisenheimer bezeichnet ihn als N. „olfactorius“. Der 6. ist der zarte N. opticus. Beide Nerven sind bis zum Eintritt in die Muskelscheide des Fühlers in eine Bindegewebsscheide eingeschlossen; die Trennung erfolgt erst innerhalb der Muskelscheide des Fühlerretraktors. Dagegen ist zu betonen, daß seine nervösen Fasern (Fibrillen) rückwärts, bis zum Austritt aus dem Ganglion selbstständig sind, wie man auf Querschnitten deutlich verfolgen kann. Durch Sektion sind sie schwer zu isolieren. Er ist also als selbstständiger Nerv aufzufassen und nicht, wie es bei Helix pom. der Fall zu sein scheint, als Seitensprößling des großen Tastnerven. Simroth sagt in (53) 1912 auf p. 207 hierzu allgemein für die Pulmonaten: „Augennerv, wie es scheint, überall gesondert.“

Der 7. Nerv ist der N. peritentacularis internus, der an der Muskelscheide des Fühlers hochsteigt und dessen oberen Teil peripher versorgt (VIII).

Als 8. Nerv ist wieder ein echter Sinnesnerv, der D. acusticus zu nennen; bekanntlich der feinste, selbständige Nerv überhaupt. Es gelang mir in einem Falle, die Ganglien so freizulegen und zu beleuchten, daß er bei 40facher Vergrößerung unter dem binokulären Präpariermikroskop deutlich sichtbar war. Er verschwand nach dem Austritt aus der Othocyste zunächst unter der breiten Verschmelzung des kurzen Pedo-Viszeralkonnektivs, tauchte sodann zwischen Zerebro-Viszeral- und Zerebro-Pedalkonnektiven wieder auf, lief zwischen ihnen empor und verschwand aufs neue unter dem hinteren Teil der Zerebrale. Nach Lagaze-Duthiers Unter-

suchungen (19) hat er bekanntlich seinen Ursprung ziemlich tief unten auf der Ventralseite des Zerebrale.

Der 9. Nerv ist mit größter Wahrscheinlichkeit rein motorisch. Er ist der kürzeste Nerv der Zerebralganglien und läuft vom hinteren Teil des Zerebrale zum Pharynxretraktorband jeder Seite. Er wurde von Plate (35) bei Daudebardia rufa zuerst entdeckt von Beck bei Buliminus, von mir bei allen untersuchten Vitrinen gleichfalls aufgefunden. Nur bei V. pellucida inseriert er sich viel weiter vorn als bei den anderen Arten, nämlich da, wo die beiden Pharynxbänder mit der Muskularis des Hypopharynx verschmelzen. Seine einzig verständliche Funktion, auf Reiz der Sinnesorgane eine entsprechende Bewegungsreaktion des Kopfes zu veranlassen, ist sicherlich auch hier die gleiche.

Wiegmann gibt acht Nervenpaare an, die er aber nicht näher beschreibt. Er erwähnt nicht den N. acusticus und ebensowenig den Retraktorennerv, den er wahrscheinlich nicht gekannt hat. Wohl aber hat er bereits genau die Selbständigkeit des Opticus und die Beziehung zwischen Nerv des kleinen Fühlers und Lippententakels, als Äste eines Stammes, erkannt.

Aus der Zahl ergibt sich, daß er einen Nerven mehr gesehen hat, als ich. Er gibt ihn als sehr feinen Nerven, der das arterielle Fühlergefäß begleitet, an. Ich habe ihn aber weder bei Sektionen gefunden, noch läßt er sich in den Schnitten nachweisen.

Aus diesem letzteren Grunde muß sich Wiegmann wohl geirrt haben, zumal die Bindegewebsketten, die den Kopf durchziehen, leicht für feine Nerven genommen werden können.

Die Zerebro-Buccalkonnektive sind ziemlich lang, um der Bewegung des Schlundes und Kopfes folgen zu können. Die Buccalkommissur aber ist so kurz, daß die Ganglien völlig unter dem Schlundrohr verschwinden.

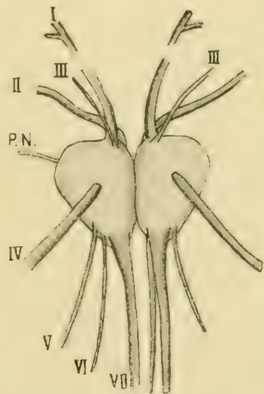
Die Entwicklung des Buccalnerven als sympathisches System wie bei den Heliciden ist bei den Vitrinen nach dieser Richtung noch sehr primitiv. Ich kann unter allen Nerven nur einen jederseits feststellen, der am Ösophagus abwärts zu den Speicheldrüsen läuft, doch zuvor noch einen Ast an die Zungenscheide abgibt. Die Bedeutung der Buccalia als sympathische Ganglien scheint (Textfig. 48) mir eine sekundäre Erwerbung zu sein. Ursprünglich und wie bei den Prosobranchiern noch heute, gehörten die Speicheldrüsen zum engeren Pharyngealsystem. Erst die tiefere Verlagerung der Speicheldrüsen nach abwärts muß auch das Gebiet der zugehörigen Nerven erweitert

haben, die im Laufe dieser Entwicklung sich bis auf Magen und Darm erstreckten.

Die Buccalganglien von V. pellucida haben nierenförmige Gestalt. WIEGMANN gibt sechs Nerven jederseits an, davon einen allerdings als ungewiß. Ich vermag am tadellos erhaltenen Schlundkopf wie im Schnitt nur vier zu entdecken, spätere Gablung freilich ungerechnet (Textfig. 48).

So entspringt zunächst rein lateral nach außen in einem Stamm mit dem Zerebro-Buccalkonnektiv je ein Nerv, der sich bald gabelt und in die Seiten des Pharynx eindringt. Nach innen gehen jederseits noch zwei Nerven dicht nebeneinander ab; der innerste gabelt sich wieder bald. Der erstere innerviert die obere Pharynxmuskulatur, der zweite das nervenreiche Gaumendach (Textfig. 25). Der 4. Nerv ist der zuerst genannte Sympathicus.

Von den vorderen Unterseiten der Zerebralen — im Querschnitt gesehen, sind es die unteren ausgezogenen Ecken des dreiseitigen Prismas jederseits — gehen die ziemlich langen Zerebro-Pedalkonnektive zu den Fußganglien. Diese Ganglien liegen, eng aneinandergepreßt als zwei spiegelbildlich gleiche, eiförmige Körper unterhalb von Schlund und Aorta anterior. Äußerlich sieht man keine Verbindung. Auf Schnitten lassen sich zwei Querkommissuren eine vordere und eine hintere feststellen. Jedes der Ganglien entsendet sieben paarige, symmetrisch entspringende Nerven, drei von der Vorder-, vier aus der Hinterregion, alle ventral von der unteren Hälfte (Textfig. 49).



Textfig. 49. Pedalganglien und Nerven derselben Art.

Der stärkste der drei vorderen strahlt, bald doppelt, dann weiter dendritisch verästelt, in die vorderste Fußzone, wo er sich in zahlreiche Ganglienknötchen aufteilt, analog den Lippennerven. So zählte ich im Vorderrand der Sohle von V. elongata ca. 160 Ganglienknötchen. Dieser 1. Nerv ist in erster Linie als Sinnesnerv, der von ihm innervierte Fußteil als ein bevorzugtes Sinneswerkzeug im Dienste des Tastsinnes aufzufassen. Bemerkungen, die bereits von PLATE gemacht, von SIMROTH auf p. 207 seines Pulmonatenbandes wiederholt und betont werden.

Der 2. Nerv entspringt etwas über dem ersten, biegt aber später seitwärts ab, so daß seine Endigungen hinter der Zone des ersten liegen. Er gibt 2—3 Äste in die Wandungen des Halses (II).

Der 3., schwächere Nerv ist ausschließlich ein Halsnerv, der rechterseits vornehmlich die Genitalöffnung versorgt (III).

Ziemlich von der Mitte der Ganglien steigt ein kurzer, sehr kräftiger Nerv in den Fuß, der sich vor allem längs der nervösen Fußsaumrinne verbreitet (IV).

Wieder flacher nach hinten ziehen zwei schwächere Nerven. Sie geben reiche, feinere Seitenäste in die Körperwand ab, so daß man beim Öffnen von der Sohle aus bis sieben Nervenstränge jederseits zählen kann, die in das Gebiet dieser beiden Nerven fallen (V, VI). Ganz zu innerst entspringt am spitzen hinteren Pole des Ganglion der große Schwanznerv (VII), der stärkste Nerv des Pedale. Er gibt bald einen ersten, danach einen zweiten kräftigen Ast ab, die sich augenscheinlich einseitig dichotom nach unten weiter verzweigen.

Erwähnenswert ist ein anormaler Fall, den ich von V. pellucida beobachtete. Die großen Schwanznerven kreuzten sich unter spitzem Winkel. Der mittlere Nerv hatte noch neben sich einen schwächeren Nachbar, so daß im ganzen acht Paare vorhanden waren.

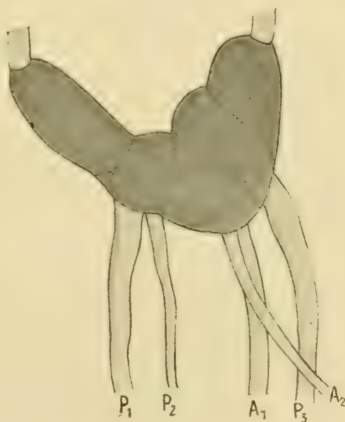
Der Penisnerv ist der unsymmetrische Nerv des rechten Pedale. Er entspringt von dessen oberem Teil, da, wo das Zerebro-Pedalkonnektiv ins Ganglion mündet. Er tritt nicht an die Penisscheide direkt, sondern an das V. deferens. Dort gabelt er sich und der eine Ast läuft vorwärts auf den Penis selbst. Bezüglich des Ursprunges im Ganglion ist Vitrina wieder gegen die Heliciden primitiv.

Bei Helix sprechen die Verhältnisse dafür (s. Meisenheimer (26), p. 33), daß auch dort der Penisnerv eigentlich zum Pedale gehört, weil seine Fasern das Zerebrale nur durchlaufen, dagegen „von Ganglienzellen herstammen, die längs der Zerebro-Pedalkonnektive oder gar in den Pedalganglien selbst gelegen sind.“ Es wäre nun viel wichtiger, die Verhältnisse bei den Limaciden zu kennen! Simroth macht aber in (55) keine Angaben darüber, wo dort der der Penisnerv entspringt, so daß spezielle Untersuchungen gelegentlich nur zu wünschen sind. Auch bei V. pellucida fand ich einen Fall, wo der Penisnerv an der oberen Basis des Zerebro-Pedalkonnektivs, also fast im Zerebrale selbst entsprang.

Die fünf Viszeralganglien, die sich aus den äußeren Pleuralia, an zweiter Stelle den Parietalia als paarigen Ganglien, die in ihrer Mitte das unpaare Abdominalganglion einschließen, zusammensetzen, bilden das Mittelglied der zwei Nervenringe. Das weitere Lumen, durch das Ösophagus, Speichelgang und Pharynxretraktoren laufen, wird durch die Zerebro-Viszeral- und -Zerebro-Pedalkonnektive, das viel engere, durch das die Aorta anterior tritt, wird von den sehr kurzen Pedo-Viszeralkonnektiven gebildet.

Die Ganglien sind untereinander morphologisch so enge verschmolzen, dorso-ventral so abgeplattet, daß man nur aus Konturandeutungen und abgehenden Nerven auf ihren Charakter schließen kann.

Dabei ist eine starke, asymmetrische Verlagerung mit einem Übergewicht der rechten Seite eingetreten (Textfig. 50). Das linke Pleurale ist in die Länge gezogen, das linke Parietale seitlich zusammengedrückt. Beim Abdominale, sowie Parietale und Pleurale der rechten Seite ist die Gliederung noch mehr verwischt, die drei Ganglien sind noch stärker zusammengeschoben. Die Pleuralia entsenden bekanntlich keine Nerven, sondern nur die beiderseitigen Konnektive. Die übrigen drei Ganglien geben fünf Nerven ab.



Textfig. 50. Visceralganglien und Nerven.

Vom linken Parietale laufen zwei Nerven (P_1 und P_2), ein starker und ein feiner. Der starke steigt senkrecht vor dem linken Augenretraktor in die Höhe, macht also sofort nach seinem Austritt aus dem Ganglion einen rechtwinkligen Knick. Auf der Höhe des Mantels erfolgt ein zweiter Knick nach hinten. Er tritt in die linke Mantelhälfte, verteilt sich von hier in den Nackenwulst, nach vorn in die Mantelkapuze und gibt Äste an die Pallealorgane. Der zweite, feinere bleibt im Innern des Körpers und versorgt die linke Körperwand.

Vom Abdominalganglion gehen auch nur zwei Nerven ab. Der große Intestinalnerv läuft außen links am Ösophagus abwärts bis zum Magenblindsack. Hier beginnt er sich reich zu verteilen;

einerseits am Magen aufärts bis zur Cardia, andererseits in die Leber und den Darm.

Der 2., schwächere Nerv des Abdominale geht vom dorsalen Teile des Ganglions unter dem Blasenstiel hinweg zum Eisamenleiter und der Eiweißdrüse. Auf halber Länge spaltet er sich in zwei Arme.

Das rechte Parietale entsendet nur noch einen, jedoch kräftigen Nerven. Er teilt sich bald in zwei Äste, deren einer das Genitalatrium umzieht. Der andere steigt nach oben und teilt sich dort wieder in eine kräftige Gabel, die sich im Mantel um das Spirakulum herum verzweigt und deren hinteres Ende weiterhin den rechten Schalenlappen bedient.

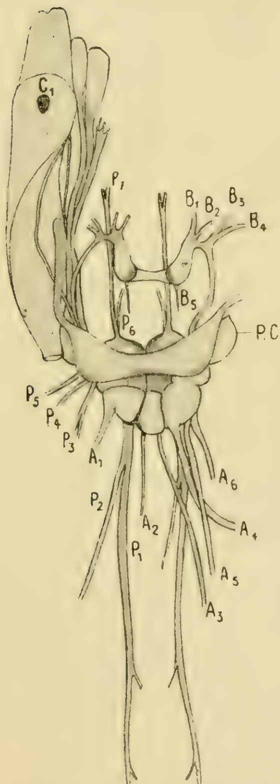
Vergleichen wir nun die Nervensysteme der anderen Arten mit dem von V. pellucida, so finden wir für zunächst bei V. diaphana vom Inselsberg folgende Differenzen (vgl. Textfig. 20 und 51):

1. Die Cerebralia sind relativ kleiner, an der unteren, freien Ecke sanfter gerundet. Die Cerebralkommissur ist ein breiter, allmählicher Übergang von einem Ganglionzum anderen.
2. Der Sinneslappen (Protocerebrum) ist nicht gerundet halbkugelig, sondern vorn in eine kurze, stumpfe Spitze ausgezogen.
3. Tastnerv des großen Fühlers und Opticus entspringen direkt aus der äußeren Ecke des dreieckigen Cerebrallappens. Das freie Stück des Nervenstranges zwischen Fühlerscheide und Ganglion ist länger, sein Eintritt in die Muskelscheide des Fühlers ist plastischer durch eine Leiste markiert.
4. Der Nerv des Lippententakels ist nicht ein Ast des Nerven vom kleinen Fühler, sondern selbständig. Beide sind nur sehr eng aneinander gelagert. (Zur Untersuchung stand mir freilich nur ein erwachsenes Tier, so daß Vergleichsuntersuchungen nicht gemacht werden konnten. Die gefundene Tatsache war aber bei diesem Exemplar absolut deutlich.) (Textfig. 52.)
5. Die Buccalganglien unterscheiden sich bedeutender (Textfig. 51).
   a) Die Querkommissur setzt sich scharf gegen den eigentlichen Ganglienkörper ab.
   b) Das Zerebro-Buccalkonnektiv und alle Buccalnerven außer dem Nerven der Speicheldrüse entspringen dicht

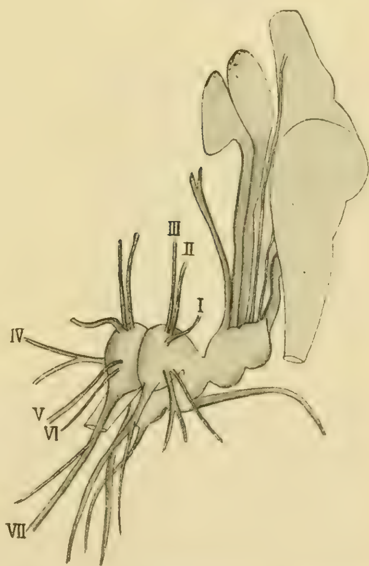
nebeneinander aus dem in drei Nervenstämme aufgeteilten, oberen Ende des Ganglion (Textfig. 51).

c) Die Gabelung der seitlichen Pharynxnerven reicht dichter an das Ganglion heran, der Grundstamm ist also kürzer.

6. Am Pedale liegen die Ursprünge der sieben Nervenpaare etwas anders. a) Der zentrale Mittelnerv (Textfig. 52) hat einen schwächeren Begleiter. b) Der große Schwanznerv liegt mit dem Nebennerv anfangs in eine Scheide eingeschlossen. Der Hauptnerv gabelt sich unsymmetrisch einseitig weiter nach hinten, so daß strickleiterähnliche Rudimente vorliegen.



Textfig. 51. Nervensystem von Vitrina diaphana.



Textfig. 52. Pedalganglien und Nerven derselben Art.

7. Die Viszeralganglien sind viel schärfer gegliedert, die Symmetrie ist ziemlich erhalten. Die einzelnen Ganglien sind dorso-ventral plastischer, nicht so abgeplattet wie bei V. pellucida.

8. Der Penisnerv ist der 4. Nerv des oberen rechten Pedale, von vorn gerechnet.

Die V. diaphana affinis (Wgm.) aus dem Lauchagrunde unterscheidet sich in folgenden Punkten von der V. diaphana vom Nordosthange des Inselsberges.

1. Die bindegewebige Hülle des Zerebrale ist mit dem Retraktor des kleinen Fühlers verwachsen. Es scheint das eine funktionell ganz ähnliche Einrichtung zu sein, wie wir sie bei V. pellucida fanden, wo der Augenretraktor jederseits ein feines Band ins Bindegewebe des dorsalen Nervenringes abgab.
2. Der Retraktornerv für den Pharynx entspringt tief im Grunde des Zerebrale (vgl. V. elongata).
3. Penisnerv von der Grenze zwischen Pedale und Parietale der rechten Seite
4. 2. vorderer Pedalnerv dreigeteilt um das Genitalatrium.
5. Ein 3. feiner Nerv des rechten Parietale geht an der Columella herab.

Eine interessante Anomalie zeigte sich bei der Sektion eines Tieres. Es war ein **doppeltes** Zerebro-Pedalkonnektiv jederseits vordanden. Der an der Cerebralkommissur durchschnittene, wohlerhaltene Schlundring ließ, ausgebreitet und von innen wie außen betrachtet, drei deutliche parallel laufende Konnektive vom Zerebrale erkennen (außer Buccalkonnektiv). 1. Das Zerebro-Viszeralkonnektiv und 2. zwei annähernd gleichstarke Stränge jederseits zwischen Zerebrale und Pedale.

Die daraufhin untersuchten Serien zeigten in zwei Fällen ganz normale Verhältnisse. Ein ähnliches Tier wie das sezierte, nämlich von dem eingangs erwähnten großen, grauen Typus, besaß dagegen ein augenscheinliches Rudiment eines vorderen Zerebro-Pedalkonnektivs, das sich auf drei Viertel seiner Länge vom Pedale aufwärts im Bindegewebe blind verlor.

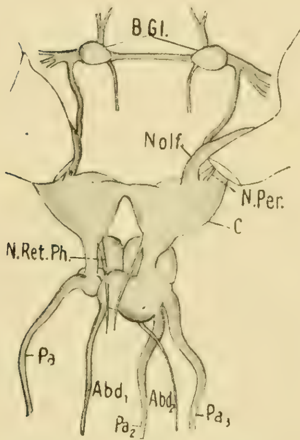
Vielleicht sind diese Fälle als Rückschläge zu deuten, wenn wir nicht rein zufällige Variation annehmen sollen. Es ist ja bekannt, daß die doppelte Pedalkommissur auf ursprünglich vier Pedalganglien hinweist, deren Verschmelzung sich hin und wieder auch noch in zweiter Linie durch leichte Einschnürung der Ganglion in den Flanken, die durch hineinwuchernde Bindegewebszapfen erst im Schnitt sichtbar werden, konstatieren läßt.

Im allgemeinen sehen wir zwischen den beiden V. diaphana im Nervensystem also keinen so scharfen Unterschied, der die

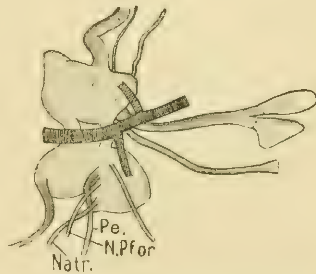
zweite Form als eigene Art zu betrachten erlaubte. Die weiteren Kapitel wie die vorangegangenen ändern an dieser Auffassung nichts.

Die stärksten Abweichungen von V. pellucida finde ich bei V. elongata (V. brevis):

1. Die Cerebralia sind massiger und breiter, die Kommissur zwischen ihnen bildet eine leicht angegliederte Brücke (Textfig. 53).
2. Die Buccalkommissur ist sehr lang, die Ganglien selbst sind kurz eiförmig mit nach innen gerichteten Spitzen.



Textfig. 53. Ganglien und Hauptnerven von Vitrina elongata.

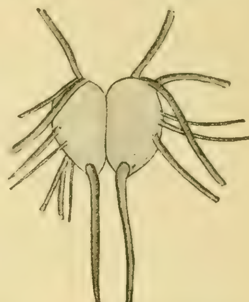


Textfig. 54. Genitalnerven dieser Art.

3. Der freie Nervenstrang (großer Tastnerv und Opticus) vom Ganglion bis zum Eintritt in die Fühlerscheide ebenfalls sehr lang, denn V. elongata ist die schlankste Form, die sich am meisten zu strecken vermag.
4. Von der Oberseite des Pedale, hart unter dem rechten Parietale entspringen drei Genitalnerven (Textfig. 54).
   a) Der Penisnerv, der sich wie bei V. pellucida über Penis und Vas deferens gabelt. Er schwillt vorn, zwischen Penis und Körperwand ganglionär an.
   b) Ein Nervus atrii.
   c) Ein Nerv für Vagina und Pfeildrüse.
5. Von den sieben Pedalnervenpaaren ist das vorderste Paar das kürzeste, das sich im vorderen Fuß in einem ganglionären

Knoten verzweigt, der dem Sternganglion in der Mantelwand von Cephalopoden sehr ähnlich ist (Textfig. 55).

6. Die Viszeralkette ist gänzlich unsymmetrisch. Das linke Pleurale ist stark reduziert, das linke Parietale nur noch ein kleiner Knoten. Das rechte Pleurale ist vollkommen mit dem rechten Parietale verschmolzen.



Textfig. 55. Pedalganglien und Nerven dieser Art.

Für V. brevis macht Wiegmann keine Angabe, die auf Besonderheiten deutet. Er erwähnt nur die relative Kürze der Zerebro-Pedalkonnektive und die starke Verschmelzung der Ganglien in der Viszeralkette, die eine Unterscheidung der ursprünglichen Elemente nicht mehr erlaubt.

Zusammengefaßt scheint also bei der beschränkten Zahl der unteruschten Arten und dem Mangel an Untersuchungen bei verwandten Gruppen des Nervensystems wenig geschickt, im engeren phyletische Anhaltspunkte zu geben.

Dazu kommt die individuelle Variationsbreite der peripheren Nerven im Gasteropodenkörper, die die Kritik erschwert. Jedenfalls ist bei der gezeigten Konzentration des Nervensystems von Vitrina, selbst gegen Helix, nur partiell von Primitivität zu reden angängig.

Einzelne zu abstrahierende Punkte werde ich in der Schlußkritik noch betonen.

Die Zahl der peripheren Nerven übertrifft z. T. den Typus Helix und ist darum bei Vitrina keine größere Einfachheit gegen jene Familie vorhanden. Die Konzentration der Viszeralkette hält sich bei beiden Gruppen mindestens die Wage.

In der Gruppe selbst wäre V. diaphana vor V. pellucida zu stellen. V. elongata ist gar nicht direkt anzuschließen, sondern höchstens in nahe Parallele zu bringen.

Histologische Feinheiten habe ich nicht genauer studieren können. Ich finde die Verhältnisse so, wie sie Nabias (30) allgemein beschreibt. Das intranervöse Bindegewebe, die Neuroglia, bestehend aus feinen, blassen, anastomosierenden Bindegewebszellen erlangt die mächstigtse Entwicklung in den Kommissuren und Konnektiven.

Der reine nervöse Körper der Ganglien setzt sich aus drei Elementen zusammen:

1. Die großen, uni- bis bipolaren gewöhnlichen Ganglienzellen der Rindenschichten, les cellules ganglionnaires proprement dites von Nabias. Die größten Individuen dieser Zellart führen oft mehrere, bis drei Nukleoli.
2. Die bereits erwähnten, kleinen, rundkernigen, dicht gedrängten Zellen der sensorischen Region, die im „Sinneslappen", dem Protocerebrum, eine dicke Haube bilden und radiär angeordnet erscheinen.

   Es sind die „petites cellules à noyan spéhrique" — ohne nachweisbaren Nukleolus — desselben Autors.
3. Die innere Faser und Marksubstanz, die sogenannte Punktsubstanz, deren Hauptmasse auf mehr oder weniger senkrechte Querschnitte der sich kreuzenden Fibrillen entfällt.

Zu den bisherigen Darstellungen habe ich zu sagen, daß die Größe der gewöhnlichen Ganglienzellen nicht streng von außen nach innen abnimmt, sondern ich sehe in der peripheren Zone ebenso kleine und mittlere Zellen sich eindrängen, ja manchmal überwiegen, die großen dagegen auch bis zur inneren Grenze der Rindenschicht gehen.

Im ganz jungen Tier wie dem weit entwickelten Embryo muß die Gleichartigkeit der nervösen und der epidermalen Zellelemente, besonders nach Kerngröße, -form und -struktur jedem Untersucher in die Augen fallen. Morphologisch erleiden die Nervenzellen geringere Veränderungen gegen die Embryonalzustände als die Zellen anderer Organsysteme.

2. Die Sinnesorgane.

a) Tastsinn, Geschmack, Geruch.

Die Sinnesorgane sind nach ihrem feineren Bau schon der Gegenstand so zahlreicher und teilweise vortrefflicher Untersuchung gewesen, daß eine systematische Arbeit, die eine ganze Tiergruppe beschreibt, nicht so eingehend sein kann. Immerhin aber findet man bis in die neueste Zeit auch hier strittige oder zweifelhafte Punkte, die Beachtung verdienen.

Die Hauptorgane, die der Tastfunktion, also der Druckempfindung, ferner vermutlich noch einer gewissen Geruchs-

perzeption dienen, sind in erster Linie die großen und kleinen Fühler und die Mundlappen.

In zweiter Linie kommen die Lippen, der vordere Fußteil, die seitlichen Sohlenränder, die Mantelteile um das Spirakulum und zuletzt die ganze übrige Körperhaut in geringerer Schärfe in Frage.

Die Fühler und Mundlappen allein besitzen echte Sinnesganglien, die sich dadurch von den zentralen Ganglien unterscheiden, daß ihnen die gewöhnlichen, uni- bis multipolaren Ganglienzellen gänzlich fehlen. Sie sind nur aus den petites cellules à noyau sphérique und der Punktsubstanz, die die zentralen Kerne der Ganglien füllt, zusammengesetzt. Der Bau der Fühlerganglien ist von Flemming (12) bereits mit ausgezeichneter Genauigkeit, danach von Simroth (54) beschrieben worden. Das Ganglion teilt sich in einzelne Bündel auf, zwischen denen sich auch peripher die Muskelscheide, die es umhüllt, löst und mit der Körperhaut verwächst. Die einzelnen Ganglienbündel, die von feinen Gewebsmembranen mit diffus eingelagertem Pigment umhüllt sind, divergieren sämtlich distal nach der sogenannten Sinneskalotte. Sarasin prägte diesen Ausdruck für die perzipierende, gewölbte Kopffläche der Fühler, der auch auf die Mundlappen zu erweitern ist.

Zwischen dem hohen Zylinderepithel mit ziemlich starker Cuticula, treten hier die Nervenendigungen teils in echten Sinneszellen (Textfig. 52), als Geruchszellen mit freiem Haar, oder in dendritisch verzweigter Form mit der Außenwelt in Verbindung, wo in letzterem Falle die Sinneszelle erst tiefer im Körperinnern liegt. (In den Lippen finden sich vornehmlich die sogenannten Polypenzellen (Schmidt), die den Geschmack vermitteln sollen.)

Die Sinneskalotte der Mundlappen ist von etwas abweichendem Bau. Sie ist nicht so stark gewölbt wie an den Fühlern und ihr Zylinderepithel hat ein ganz charakteristisches Aussehen. Die Zellen gleichen in ihrer Anordnung nämlich den einzelnen Borstenbündeln einer Bürste. Dies und nichts anderes kann meines Erachtens Simroth (55) meinen, wenn er bei Besprechung des „Semperschen Organs" den Bau der unteren Stollen des Hufeisens als kammförmige Bildung beschreibt, dessen Zähne nach außen gerichtet sind und zwischen denen die schlauchförmigen Drüsenzellen der Mundlappenpakete ins Freie münden. Alles Kritische hierzu habe ich bereits in dem Kapitel über das „Sempersche Organ" gesagt. Die großen Fühler differieren noch insofern, als durch das Auge die Sinneskalotte in zwei ganz ungleiche Teile, nämlich die

eigentliche Hauptwölbung und eine schmale Nebenzone geteilt wird, wonach sich dann auch die Aufteilung des Ganglions richtet.

Vorderer Fußteil, Fußrand, Mantellappen ums Spirakulum sind eigentlich nur als Gegenden erhöhter Reizfähigkeit, noch nicht als Sinnesorgane aufzufassen. Das gleiche gilt für die nervösen Elemente in den Lippen, die als Geschmacksapparat ja nur gedeutet, nicht bewiesen worden sind. Wenn H. Piéron nach Simroth (53) auch den vorderen Fuß bei Limnaea auricularia und L. stagnalis als Geschmacksorgan hinstellt, so fällt das kritisch unter denselben Gesichtspunkt. Selbst das physiologische Experiment wird hier unsicher lassen, ob sich Tastsinn und Geschmackssinn bei den Mollusken ausschließen. Zu einer Erforschung in dieser Richtung wäre der Geruchssinn hinzuzuziehen und diese drei Sinnesfunktionen als Perzeptionsfähigkeiten für die drei Aggregatzustände der Materie aufzufassen. 1. Der Tastsinn reagiert physikalisch als Druckempfindung auf feste Körper. 2. und 3. Geschmack und Geruchssinn in erster Linie chemisch auf flüssige und gasförmige Substanz. Aber schon bei allen Landtieren werden wir einen Übergang von 1 und 2, bei den Wassertieren von 2 und 3 haben.

Ob nun morphologisch verschiedene Nervenendigungen auch physiologisch verschiedenen Funktionen entsprechen, bleibt nur eine Annahme von allerdings großer Wahrscheinlichkeit.

Auffallend und für alle Hautsinnesorgane gemeinsam ist endlich die ständige Vergesellschaftung, möchte ich sagen, mit den eigentümlichen großkernigen Bindegewebszellen, die Simroth nur für die Fühler erwähnt, und die ich in Textfig. 5 und 6 abgebildet habe. Sie finden sich eben nicht nur in Fühlern und Mundlappen, sondern ebenso charakteristisch im vorderen Fußteil, dem Sohlenrande und um das Spirakulum. Sezernierende Funktion beobachtet man, wie ich schon erwähnte, nur bei einem geringen Bruchteil von ihnen. Und so ist die Deutung, die Yung (73) für Helix pomatia gibt und die Beck (4) für Buliminus bestätigt und der ich mich anschließe, vermutlich auch nur ein Teil ihrer vollen Bedeutung.

Nach einem sekundären Osphradium, wie es Plate (34) für Testacella beschreibt und abbildet, habe ich bei allen Vitrinen vergeblich gesucht. Dieser Mangel scheint um so merkwürdiger, als sogar bei Helix pomatia laut Simroth (53), S. 207 noch Reste dieser im Lungenraum gelegenen Geruchsleiste nachgewiesen worden sind. Vermutlich ganz analoge Bildungen wie bei Testacella sind das Osphradium vorn am Spirakulum von Siphonaria, das in anderer Lagerung von Plate (36) auch bei Janelliden

festgestellt wurde, ferner das postpalliale Sinnesorgan der Limaciden, nach Simroth, überhaupt der Nacktschnecken. Wie weit es zu dem Organ Lagaze-Duthiers der Basomatophoren in Beziehung zu setzen ist, ist schwer zu sagen. Biologisch wichtig ist dagegen das eine: Alle Basomatophoren, d. h. alle im Wasser lebenden Formen der Pulmonaten besitzen ein entsprechendes Sinnesorgan in der Lungenhöhle, wie die marinen Vertreter anderer Ordnungen in der Kiemenhöhle. Mehr oder minder sporadisch, nach Größe und Ausbildung schwankend tritt es bei den landbewohnenden Formen auf. Alles zeugt hier für eine Rudimentation, denn den primitiven Arten kommt es vornehmlich, den jüngsten Artgruppen in letzter Linie zu. Das ist wieder biologisch vollkommen verständlich. Als Plate (37) die Lebensbedingungen der Chitonen bespricht, deutet er deren Osphradium vornehmlich als einen Apparat, um die Reinheit, insgesamt die Beschaffenheit des Wassers zu prüfen. Auf dem festen Lande muß ein Osphradium für Schnecken fast allen Wert verlieren. Über die Beschaffenheit der Atemluft orientiert zu werden, d. h. also, gefährliche Luftverhältnisse vermeiden zu können, kommt für unsere Landschnecken in der freien Natur praktisch doch wohl so gut wie nicht in Frage. Für die Ernährung, d. h. die Auswahl der Nährstoffe kann es wegen seiner Lage ebensowenig eine Rolle spielen. Daß es für das Geschlechtsleben in Betracht käme, ist durch keinerlei Beobachtung oder Tatsache erwiesen. Eine weitere Bedeutung ist für die Landschnecken nicht mehr einzusehen.

Wir haben also hier den interessanten Fall, theoretisch auf die Verkümmerung eines Organs schließen zu müssen, die auch in Wirklichkeit eingetreten ist.

Wollen wir aber nun aus dem Vergleich der Befunde unter den einzelnen Gruppen phylogenetische Schlüsse ziehen, so geraten wir bald ins Dilemma.

Die Limaciden besitzen ein postpalliales Sinnesorgan (Täuber)

Den Vitrinen, die für jene die Stammform abgegeben haben, oder wenigstens aus gemeinsamer Wurzel mit ihnen stammen, haben nicht mehr die geringste Spur davon.

Am wahrscheinlichsten dünkt mich hier noch die Erklärung, daß die Vitrinen jenes Organ unter anderen Lebensbedingungen eben schneller verloren haben als die Verwandten, die eine andere Richtung genommen haben.

Andernfalls ist das postpalliale Sinnesorgan nur eine analoge Bildung des Osphradiums, z. B. von Testacella, und als solches eine Neuerwerbung der lissopoden Nacktschnecken. Ich vermag die morphologische Kritik aus der Literatur leider nicht mit Sicherheit zu gewinnen.

d) Das Auge.

Über das Auge ist nichts Absonderliches zu sagen. Die Selbständigkeit des Augennerven hatte ich bereits erwähnt. Bei WIEGMANN finde ich sogar die Angabe, daß ihm bei der Sektion seine Isolierung vom großen Fühlernerv gelungen sei. In dem Bilde FLEMMINGS (12) vom großen Fühler scheint der Opticus ebenfalls selbständig aufgefaßt zu werden. Er ist so zart, daß er selbst auf guten Transversalserien schwer nach rückwärts verfolgt werden kann. Sehr treffend vergleicht schon LAGAZE-DUTHIERS das Auge und seinen Nerv mit der Statocyste und deren Nerv als Sinnesorgane ähnlichen Aufbaues.

Ein Ganglion opticum vor dem Eintritt der Nerven in das Auge selbst, wird nicht gebildet. Die bindegewebige Augenkapsel gibt dem Auge eine ganz leicht gestreckte Kugelgestalt. Die Zellen der Pellucida interna erhöhen sich leicht an den Seiten. Das Körperepithel, das an dieser Stelle Pellucida externa genannt wird, überzieht das Auge in sehr niedrigen Zellen, die dem Plattenepithel nahekommen. Die hinteren zwei Drittel der Augenwandung werden von den Pigmentzellen und den eigentlichen Retinazellen eingenommen, die Zelle um Zelle miteinander abwechseln. Am oberen Kreise dieses Zellbechers stehen die letzten Retinazellen frei, ohne die dazwischengeschalteten Pigmentzellen. Entgegen der Angabe BECKS für Buliminus finde ich bei den Vitrinen die nervösen Retinazellen mit ihrem polaren Büschel die Pigmentzellen durchweg überragen, so wie es auch SIMROTH und BÄCKER für Helix pomatia darstellen. Ferner sind die Pigmentzellen keineswegs immer nach vorn verdickte, nach unten spitz zulaufende Zellkörper, sondern ich sehe ebenfalls gedrungene zylindrische Formen. Die kolbenförmige Gestalt scheint mir einfach nur in einer Pigmenthäufung im distalen Zellteil zu liegen, die ganze Formveränderung also eine Folge oder Reaktion auf den jeweiligen Beleuchtungsgrad zu sein. Die Pigmentzellen sind Abkömmlinge des Bindegewebes und führen einen sehr kleinen, basalständigen Kern. Die Sinneszellen der Retina sind bekanntlich epidermalen Ursprunges und haben einen

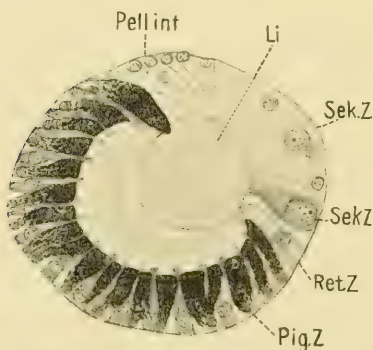
größeren, klareren Kern, der aber gleichfalls basal liegt. Interessant waren mir zwei Fragen in der ganzen Histologie des Gasteropodenauges, die noch der Diskussion bedürfen. Es ist:

1. Die Frage nach dem Wesen und der Bedeutung der von Beck (4) aufgefundenen neuen Zellen in dem Grenzgebiet zwischen Pellucida interna und Retina.
2. Die Entstehung und Herkunft der Linse.

Beck gibt auf Taf. X, Fig. 49 in (6) eine Zellart an, die er mit *ze* bezeichnet und die er folgendermaßen beschreibt:

1. Besonders groß gegen die Zellen der Pellucida interna.
2. Plasma färbt sich mit Hämatoxylin + van Gieson schwärzlich.
3. Besonders auffallend der große, blasige Zellkern mit spärlichem Chromatin. Über doppelt so groß als der Kern der Sinneszellen.
4. Maximum sechs Zellen bei Buliminus montan.
5. Funktion unbestimmt. Vielleicht Sekretion ins Innere des Auges.

Ich habe nun nach diesen Zellen bei den Vitrinen gesucht und sie in allen Fällen gefunden. Die Beschreibung ihrer Struktur wie ihrer Lage ist bei Beck auch ganz der Sachlage bei den Vitrinen entsprechend. Nur sagt er nichts genaueres über den Bau des Zellkörpers, sondern nur des Kernes. Der Zellraum ist nämlich auch ein gutes Teil größer als der aller anderen Zellformen im Auge. Das Plasma ist etwas dichter als bei den Pellucidazellen, doch immer noch ziemlich homogen (Textfig. 56). Im Plasma sieht man hin und wieder Vakuolenbildung. Die Zelle läßt also entschieden auf Sekretion schließen. Die ganze Zellreihe war histologisch darum nicht etwa als Anlage einer Nebenretina, wie sie von R. Hesse und Miss Heuchman bei Limax gefunden worden ist, zu betrachten, was aus phylogenetischen Gründen vielleicht nahe gelegen hätte. Aber was für eine Flüssigkeit wird ins Augeninnere abgeschieden? Ich finde in keinem Auge ein Gerinnsel oder Spuren, die auf Flüssig-



Textfig. 56. Schnitt durch das Auge von Vitrina pellucida.

heit schließen ließen. Nur die Linse erfüllt das Innere. Hier verschmilzt nun Frage 1 mit dem 2. Punkt. Auf p. 45 (26) gibt MEISENHEIMER an, daß die Linse von Helix pomatia der sekretorischen Tätigkeit der Pigment- und der Pellucidazellen ihre Entstehung verdanke. Diese Erklärung scheint mir durch die Sachlage wenig gerechtfertigt. Pigmentzellen sezernieren nicht noch einen andersartigen Stoff wie die Linsensubstanz. In den Pellucidazellen sucht man vergeblich nach Sekretionsphasen.

Es bleiben für die Abscheidung des Linsenkörpers überhaupt nur die BECKschen Zellen übrig. Und so scheint es mir ziemlich sicher, daß wir in ihnen die eigentlichen Bildungsherde für den Linsenkörper zu sehen haben, denn die Fig. 56 beweist sehr deutlich die direkte Beziehung zwischen einer BECKschen Zelle und der Linse. Und zwar tritt das Sekret als Flüssigkeit aus und erstarrt sozusagen erst nach dem Verlassen der Zelle im Augeninnern. Untersucht man die Linse in stark abgeblendetem Lichte, so widerspricht ihre Struktur nicht einer solchen Entstehungsweise. Ebensowenig die Kugelform. (Es ist eine Bildung aus einer Art „Mutterlauge".) Das Verhalten gegen Färbemittel und Säuren spricht für eine chonchyolinähnliche Substanz, was mit den epidermalen Bildungen des Molluskenkörpers in bestem Einklang steht. Sie ist frisch ganz homogen und blaß topasgelb. Mit van Gieson tritt eine starke Gelbtönung ein. Mit Eisenhämatoxylin färbt sie sich intensiv schwarzblau.

c) Die Statocyste.

Hier habe ich eine ganz ähnliche Frage zu diskutieren. Der allgemeine Bau der Organe weicht von Helix gar nicht ab. Sie liegen jederseits auf der Oberseite des Pedalganglion so, daß sie von den Viszeralganglien oben bedeckt werden und nur teilweise von der Seite sichtbar sind. Es sind kleine, wasserklare Kapseln von ellipsoider Gestalt und nicht wie BECK angibt, auf der ventralen Seite, da wo sie ins Ganglion eingebettet sind, konkav abgeplattet. Diese Form, die ich auch fand, halte ich für einen Schrumpfungszustand, weil sie mit der gerundet-bikonvexen bei derselben Art auftrat. Relativ leicht sind die drei Zellarten im Innern der faserigen Bindegewebskapsel zu konstatieren, die zuletzt von W. SCHMIDT (46) untersucht worden sind. Es sind:

1. die großkernigen, chromatinarmen Riesenzellen;
2. die sternförmig um jene geordneten Stützzellen von keilförmiger Gestalt;
3. die Vakuolenzellen.

Der freie Raum in der Blase wird von einer beschränkten Anzahl Otolithen erfüllt, die leicht elliptischen Umfang und bikonkav eingedrückte Flanken haben. Ihr größter Durchmesser beträgt etwa ein Zwölftel bis ein Fünfzehntel vom Durchmesser des Lumens der Blasen selbst. Die an erster Stelle genannten Riesenzellen werden als die eigentlichen Sinneszellen aufgefaßt, die auch die Sinneshaare tragen sollen. Diese letzteren habe ich auch an den bestfixierten Tieren nie finden können. Die Zahl der rosettenförmig geordneten Stützzellen der zweiten Form ist bei den Vitrinen ziemlich hoch. Ich zählte 13 Zellen auf zirka halbem Kreisumfang.

Die dritte Zellform, die ich den Beckschen Zellen im Auge analogisieren möchte, nimmt auch W. Schmidt für die Bildung der Otolithen in Anspruch, doch äußert er sich nicht über das Wie! Die Tatsache nun, daß ich größere und kleinere Otolithen nebeneinander in der Blase sehe, bestimmt mich, einen Kristallisationsprozeß aus einer Gesamtflüssigkeit anzunehmen, die von jenen Vakuolenzellen abgeschieden wird. Die Otolithen sind schon für verdünnte Säuren angreifbar.

Endlich muß ich noch Simroth (53) widersprechen, der in (53) behauptet, daß durch den Schlag der Sinnesborsten die Otogonien bewegt würden. Einmal halte ich das praktisch für schwierig, weil die Zahl der Sinnesborsten, die der Zahl der Riesenzellen einfach korrespondieren soll, in einem sehr niedrigen Verhältnis zu der großen Zahl der Gehörsteine steht. Hauptsächlich aber weiß ich nicht, wie dann noch eine statische Orientierung möglich sein könnte!

Solche Auffassung des Vorganges ist durchaus zu verwerfen, der doch natürlich so zu denken ist, daß nach der geneigten Seite sich auch die Otolithen im Gehörwasser senken und durch Berühren der Sinneshaare in dieser Region eine Orientierung erlauben.

IX. Blutkreislauf und Exkretion.

Morphologie und Topographie der Pallealorgane waren schon lange als wichtige Momente für die natürliche Systematik erkannt worden. Die Arbeit von Behme (5) zeigte wohl zuerst, daß hieraus

wirkungsvolle Tatsachen für stammesgeschichtliche Rückschlüsse lagen.

Bei den Vitrinen ist nun freilich der prinzipielle Bau so einheitlich, daß wir, nachdem PLATE (34) Vitrina Audebardi im Anschluß an Daudebardia, Testacella, Limax und Arion untersucht hatte, man keine wesentlichen Entdeckungen mehr zu erwarten hatte. Dagegen bietet die spezielle Durcharbeitung noch eine Reihe neuer oder bestätigender Punkte, wie sie sich eben nur beim Eingehen ins Einzelne gewinnen lassen.

Über unsere einheimischen Formen finden sich eigentlich nur bei WIEGMANN (71) knappe Notizen über die Lage und Form, hauptsächlich aber genaue Größenmessungen der einzelnen Teile.

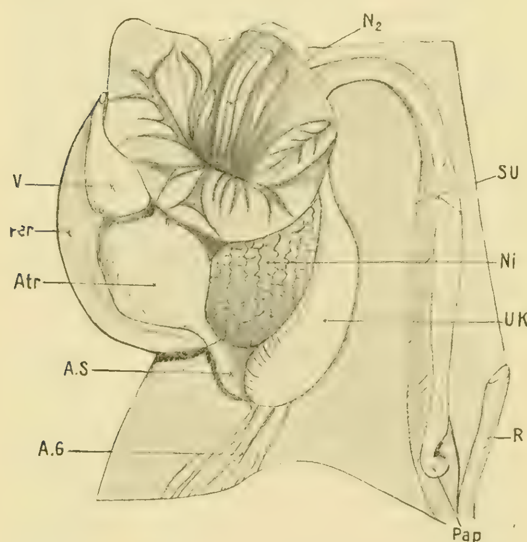
Der gesamte Pallealkomplex steht in einem strengen Lageverhältnis zur Form des Gehäuses. Wir haben durch PLATE den Spezialfall bei Daudebardia und Testacella als Extrem kennen gelernt, wo sekundäre Ophistopneumonie und inverse Stellung von Herz und Niere eingetreten ist.

Für unsere Vitrinen liegen die Verhältnisse einfacher. V. pellucida stellt mit ihrer ziemlich vollkommenen Schale noch ziemlich die für Helix charakteristische Lagerung dar. Die starke Formdifferenz der übrigen Arten bedingt aber eine entsprechende Verschiebung der bezüglichen Teile. Die Verkleinerung des von der Schale umschlossenen Raumes hat hier zunächst zu einer Reduktion der vor der Niere gelegenen dorsalen Atemfläche geführt, die sich bei V. brevis bereits durch eine deutliche Anlage zur Ophistopneumonie auszugleichen sucht. Im übrigen werden die Seitenflächen des Atemraumes stärker beansprucht.

In zweiter Linie ist die Niere aus ihrer schrägen Lage von links hinten nach rechts vorn in die Querachse mit ihrer Spitze verschoben worden. Drittens wird das Herz, um Raum zu gewinnen, aus der pronephridialen Stellung in eine halb subnephridiale gebracht.

Betrachten wir eine lebende V. pellucida unter der Lupe, so läßt sich wegen der durchsichtigen Schale Lage, Ausdehnung und Tätigkeit der Pallealorgane teilweise besser als bei der Sektion erkennen. Nie wird es nämlich bei der Sektion wie im Totalpräparat möglich, das Geäste der Lunge nach ihren Hauptstämmen zu erkennen, weil das äußerst flächenhafte, dünne Gewebe nach dem Abfließen des Blutes zu einer kaum differenzierten Membran zusammensinkt. Die Hauptfläche der dorsalen Lungenhöhlenwandung sehen wir von dem pigmentierten Lungengewebe eingenommen, das durch die schräg nach vorn ragende Niere in einen

rechten kleineren und linken größeren Teil aufgespalten wird. Der rechte Teil liegt zwischen der inneren Seite des sekundären Ureters, der rechts außen parallel dem Rektum zum Atemgang herabläuft, und der rechten Grenze der Niere respektive dem primären Ureter. Er erweitert sich nach vorn zu einem breiten Felde, das bis zur Mantelrinne reicht und nach links, von der Nierenspitze ab, mit dem linken Teile der Lunge verschmilzt, der sich links seitlich vor dem Perikard bis tief nach unten erstreckt. Es lassen sich im ganzen drei Hauptstämme, von denen der rechte der stärkste ist, unterscheiden. Der linke saugt dagegen das Blut aus einer größeren einheitlichen Fläche ab und erscheint zuweilen als der stärkere. Er gibt acht Seitenäste, zunächst alle auf seiner linken Seite ab. Die mittlere abführende Vene läuft dem rechten Stamm zuerst parallel und verzweigt sich dann ziemlich geradlinig nach vorn, während jener rückläufige Schenkeläste in die spitzwinkelige Ecke zwischen sekundärem Ureter und Niere sendet. Die Niere sehen wir als breit-dreieckigen, gelblichen Körper von ca. 3 mm Länge vor dem ersten Lappen der linken Leber liegen. Sie schmiegt sich dicht an das Dach der Lungenhöhle an und löst sich nur vorn ein wenig mit ihrer stark abgestumpften Spitze. Der Ureterkopf markiert sich von außen als gerundete Blase an der Nierenspitze (Textfig. 10 und 57 *UK*).



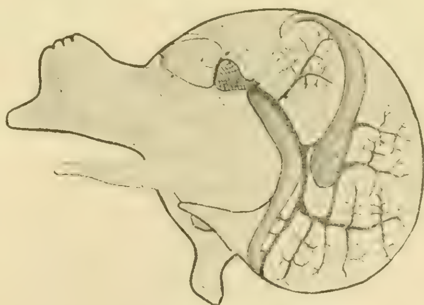
Textfig. 57. Pollenorgane von Vitrina pellucida.

Man sieht den leicht seitlich, dorsal verlaufenden Schenkel des primären Ureters, der sich als sekundärer Ureter im spitzen Winkel wieder nach vorn wendet. Der Knick liegt noch vor der Höhe der hinteren Nierenbasis.

Am rechten Rande, zwischen Rektum und sekundärem Ureter kann man an den Pulsationen, die mit den Kontraktionen des Herzens korrespondieren, den großen venösen Sinus erkennen, der sich bald zur großen, zuführenden Randvene schließt, die zuletzt parallel der Mantelrinne laufend, die Lunge allseitig mit Blut versorgt.

Die Zahl der Herzschläge ist höher als bei größeren Arten, wo sie gezählt wurden, wie bei Helix pomatia, Helix hortensis und Helix nemoralis [Krahelska (18)]. Ende November zählte ich bei V. pellucida an Tieren, die überhaupt nicht ins Zimmer gebracht worden waren, draußen im Freien im Mittel 35—40 Schläge pro Minute. Die Zahl war bei Temperatursteigerung bis ca. 25° C auf 80 Schläge leicht zu erhöhen. Wärme über 30° rief bereits unregelmäßige, krampfhafte Pulsationen hervor. Es steht das mit den klimatischen Bedingungen, unter denen die Tiere leben, im Einklang.

Der Kreislauf ist bekanntlich kein geschlossener. Aus dem ganz flachen Bindegewebsnetz der Lunge wird das Blut durch die saugende Tätigkeit des Vorhofes von den großen, zuführenden, im anderen Sinne abführenden Venen aufgenommen, in den Vorhof selbst weitergegeben und dann nach der Systole des Ventrikels in dieses überführt. Hier liegt das motorische Zentrum des Kreislaufes, den wir, soweit es die Sektion bei den kleinen Tieren zu erkennen erlaubte, genauer betrachten wollen. Injektionen waren leider nicht möglich, da selbst fein ausgezogene Glaskapillarröhren sich noch als zu grob erwiesen.



Textfig. 58. Leberarterien von Vitrina pellucida.

Der nach dem Verlassen des Ventrikels noch (gemeinsame) einheitliche Aortenstamm umspannt von außen nach innen den letzten Darmbogen. Gleich darnach spaltet sich die Aorta in die Intestinalarterie und die Aorta anterior. Der Verlauf der Intestinalarterie ist knapp der folgende: Es werden vom Hauptstamm drei große Äste auf Leber und Darm abgegeben, von denen der dritte der stärkste ist, der sich auf das weiteste Gebiet der linken Leber und den hinteren Darmbogen verzweigt (Textfig. 58).

Der erste Seitenast versorgt den vorderen Zipfel der linken Leber und die Niere. Der zweite dringt tiefer ein, zwischen den beiden S-Schenkeln des Darmes hindurch. Er gibt bald einen kleinen Zweig nach vorn auf den Magen und gleichzeitig einen nach hinten auf den Pylorus und Anfang des Mitteldarmes ab. Er endigt in zwei Armen im Gebiet der Zwitterdrüse und damit der rechten Leber. Der Hauptstamm der Arterie ist rückläufig und tritt aus dem Intestinalsack wieder in die sekundäre Leibeshöhle, wo er an dem Genitaltrakt herunterläuft und sich bis ins Gebiet der Eiweißdrüse und der Vesicula seminalis verzweigt. Ein Seitenzweig hiervon dringt noch in die rechte Körperwand und den rechten Mantelteil. Die Aufteilung der arteriellen Gefäße in der Leber ist ungeheuer fein, wie wir seit der Arbeit von Bergh (6) und schon seit Leydig wissen.

Das Verzweigungssystem der Aorta anterior ist leichter zu übersehen, weil es der Sektion nicht so viel Schwierigkeiten macht, wie die leicht zu beschädigende Leber.

Der Hauptstamm zieht zunächst unter der Körperhaut, dem sogenannten Diaphragma der älteren Autoren, auf die Atemöffnung zu nach rechts hinüber, steigt dann hinuunter ins Innere des Körpers und läuft, meist ganz parallel mit dem Pharynxretraktor nach vorn, auf den Nervenring zu, durch den er zwischen den Viszeral- und Pedalganglien hindurchtritt.

Auf diesem Wege gibt sie nur zwei Äste ab. Der erste liegt ziemlich am Anfang und ist ein feiner Seitenzweig, der sich bald teilt und mit einem Zuge zur Speicheldrüse, mit dem anderen an die Wurzel des Kolumellamuskels hinzieht, von wo er sich wohl bis in den Schwanz erstreckt und gleichfalls den Mantel versorgt. Der zweite spaltet sich hart vor dem Durchtritt durch den Schlundring ab und geht als Pedalarterie in dem Fuße nach hinten. Zuvor gibt sie jedoch noch ein schwächeres Gefäß ab, das sich am Ösophagus herab weit verzweigt.

Direkt nach dem Passieren des Nervenringes findet die Hauptgabelung der restierenden Kopfarterie statt. Primär spaltet sie sich in zwei ungleiche Äste, von denen der schwächere die Buccalarterie abgibt. Der stärkere teilt sich in die ziemlich starken Fühlergefäße für die großen mit je einem Nebenast für die kleineren Fühler und einem mittleren in die rechte und linke untere Kopfseite und die Lippen.

Für V. elongata und vermutlich auch V. brevis ist noch eine besondere Arterie zu melden, die sich auf der Höhe des Pfeil-

sackes zweimal gabelt. Sie kommt von dem zweiten Seitenstamm der Viszeralarterie, der die rechte Leber und die Zwitterdrüse versorgt.

Das Blut, das durch die Stoffwechselprozesse in den verschiedenen Körperteilen venös geworden ist, sammelt sich in offenen Blutsinus oder Lakunen, von denen ich bei Vitrina vier nach ihrer Lage unterscheiden kann. So wird zuerst die Leber auf ihrer Außenseite von venösem Blute, das sie passiert hat, umspült. Zweitens verläuft unterhalb der Fußdrüse eine große, nicht als Gefäß gefaßte Blutbahn, die die Hämolymphe in das sekundäre Cölom weitergibt. An dritter und vierter Stelle finden sich endlich zwei Randsinus im dorsalen Pallealgebiet, von denen der linke deutlich mit der Leibeshöhle kommuniziert. Der rechte dagegen, der Rektum und sekundärem Ureter vollkommen umschließt, ist der bei weitem größere, denn er bildet in erster Linie die Fortsetzung des Lebersinus. Beide Randlakunen schließen sich vorn zu den Pallealvenen, die das Blut der Lunge zuführen und unterhalb der Mantelrinne zwischen Nackenlappen und Schalenlappen verlaufen. Der histologische Bau der Gefäße ist uns gleichfalls hauptsächlich durch Bergh, der besondere Methoden zu ihrem Studium anwandte, bekannt geworden. Die Zusammensetzung der großen Arterien und der Venen aus einschichtigen, unregelmäßig ausgelappten Zellelementen, die sich in ähnlichen Nähten wie Hirnknochen ineinanderfügen, vermochte ich auf Serienschnitten von 50—100 μ, die mit Osmiumsäure fixiert waren, zu bestätigen. Die feineren, kleinen Arterien besitzen bekanntlich einen komplizierten Aufbau aus wenigstens zwei Schichten, nämlich einem Endothel und einer äußeren Faserschicht. Alle Bildungen gehören dem Bindegewebe an. Leukozyten fand ich nicht bloß, wie Simroth (53) angibt, in den hämolymphatischen Lakunen, sondern vornehmlich in der Leibeshöhle selbst zwischen den Genitalien und in der Kopfgegend, ebenso aber auch im arteriellen System, nämlich in der Art. buccalis. Amöbozyten, wie sie M. Krahelska (18) abbildet, konnte ich nicht beobachten.

Die Histologie des Herzbeutels hat bis in die neueste Zeit Schwierigkeiten für das Studium gemacht und ist gleichfalls nur durch Anwendung spezieller Methoden, z. B. direkte Injektion der Fixierungsflüssigkeit ins Perikard, zugänglich. Der allgemeine gröbere Aufbau dagegen bietet bei den Vitrinen nichts Neues.

Die Perikardialwandung besteht aus einem Plattenendothel, das sich aber nicht überall nachweisen läßt. Man findet häufig

nur das langfaserige Parenchym, das auch die Niere umspannt. Vorhof wie Ventrikel des Herzens sind nur aus Muskelfasern aufgebaut und ich habe vergeblich nach einer epithelialen Bedeckung, wie sie Nüslin gefunden und beschrieben hat, bei den Vitrinen gesucht. Nach dem Umfang ist der Vorhof größer, das Ventrikel kleiner. Es besitzt dafür aber viel dichtere, stärkere Muskelwandungen. Die Muskelbündel des Vorhofes liegen gar nicht geschlossen aneinander und doch findet man nie geronnenes Blut im Perikardialraum. Das scheint darauf hinzuweisen, daß doch mindestens eine bindegewebige Membran das Herz allseitig umschließt. Auf der Kommunikationsstelle zwischen Vorhof und Ventrikel wird die Einschnürung halsartig eng. Ein Ventilverschluß scheint durch Muskelbündel mit freiem Ende, die also für Kontraktionen unbrauchbar sind, vermittelt zu werden.

Die Schwanzblase oder Podocyste ist ein zum Blutkreislauf gehöriges embryonales Organ. Nach Simroth (53) ist es mit der Kopfblase zu analogisieren und dient der Respiration des Embryo.

Nach meinen Beobachtungen an Embryonen im Ei sieht man wohl die Schwanzblase sich rhythmisch kontrahieren ganz entsprechend den Herzschlägen; es fehlt aber diese Bewegung in der Kopfblase. Darum möchte ich die Schwanzblase eher für ein embryonales Herz in physiologischem Sinne, denn für eine Lunge halten, da doch die Kontraktionen primär nichts mit Respiration zu tun haben können, offenbar aber dazu dienen, die Körperflüssigkeit aus den hinteren Teilen wieder nach vorn zu treiben.

Niere.

Über die Niere, als Exkretionsapparat der gelösten Stoffe, die darum mit dem Blutkreislauf in engster Beziehung steht, ist von den Pallealorganen das meiste zu sagen.

Sie ist zwar für die Systematik im weiteren Sinne unbrauchbar, wollte man auf sie allein eine Einteilung gründen, wie Pilsbrys Versuch gezeigt hat, der Ortourethra, Heterurethra und Sigmaurethra für die Pulmonaten aufstellte. Aber so geht es jedem Einteilungsprinzip, das sich nur auf ein Organ gründet.

Ein Schema der Nierenlagerung und des Verlaufes des ableitenden Ureters ist für Vitrina zuerst von Plate (34) gegeben, von Behme (5) vorher nur unter anderen Formen erwähnt worden. Beck führt in seiner Arbeit eine Zusammenstellung der verschiedenen Entwicklungsstufen des Ureters nach den Bildern Plates

wieder auf. Hiernach gehört Vitrina zu den Formen, bei denen Harngang und Enddarm gemeinsam in eine Kloake in der Lungenhöhle münden. Dieser Verlauf gilt außer Vitrina für Arten von Bulimus, Helix, Daudebardia und Arion. Die höhere Stufe stellt Limax, Amalia und Daudebardia saulcyi dar, wo der sekundäre Ureter getrennt von der Lungenhöhle durch eine besondere Kloake in den Atemgang mündet. Auch nach SIMROTH (53) gehört Vitrina noch zu dem niedrigeren Typus zusammen mit Hyalina und Zonites. Wir finden also innerhalb derselben Gattung, nämlich bei Daudebardia, verschieden hohe Entwicklungsstufen. Das gleiche gilt viel weiter für die Helixformen. Das legt es nahe, auch bei Vitrina nicht einen einheitlichen Typus anzunehmen, bevor nicht alle Arten der Gattung daraufhin untersucht waren. Und wirklich weisen die einheimischen Arten eine Abweichung auf von der Form, die PLATE untersuchte, nämlich von Vitrina Audebardi. Bei unseren Formen finde ich nämlich durchgängig den für Limax, Amalia, Libania und Daudebardia saulcyi angegebenen Typus, d. h. Ureter und Rektum münden, streng von der Lungenhöhle getrennt, in den Atemgang.

Wir haben in der Schärfe der Ausbildung dieses Typus dabei eine ganz leicht steigende Reihe von V. pellucida über V. diaphana zu V. brevis und V. elongata, die in der Hauptsache ihren Grund wieder in der Schalenreduktion hat. Bei V. pellucida füllt die Niere mit ihrem Volumen etwa ein Viertel der Atemhöhle (Textfig. 60). Bei V. diaphana verändert sich das Verhältnis bereits auf mindestens ein Drittel, bei V. elongata und V. brevis beansprucht die Niere und Perikard, was ich auch für die anderen zwei Formen miteingeschätzt habe, mindestens drei Viertel des fraglichen Raumes (Textfig. 60—63). Durch diese Momente wird der Enddarm auf seinem letzten Stück bereits in das Gewebe des Schalenlappens gelagert und der sekundäre Ureter strebt gleichfalls stark seitlich nach außen. Eine kräftige, hohe Falte (*Fl*) trennt die gemeinsame Kloake (*K*) im Atemgange von der Atemhöhle selbst (Textfig. 60—63*Fl*). Daß auch die Nierenlage von der Schalenreduktion verändert wird, wurde bereits allgemein erwähnt. Im Speziellen sind die Verhältnisse die folgenden: Bei V. pellucida erlaubt die schräg nach vorn gestellte Niere noch ein ziemlich weites Ausholen des sekundären Ureters nach rechts (Textfig. 59). Je mehr sich aber die Niere von links nach rechts mit ihrer Spitze in die Querachse stellt, desto mehr muß der sekundäre Ureter an die Niere selbst und damit an den primären

Ureter herangepreßt werden, weil die Eingeweide ein Ausweichen nach hinten nicht gestatten. Bei V. brevis geht das so weit, daß man auf Transversalschnitten zugleich mit dem dorsal verlaufenden primären auch den sekundären Urether der Länge nach mitgetroffen sieht (Textfig. 62). Daher kommt es denn auch, daß das Atemloch auf der Längsachse des Tieres, und besonders bei den Semilimaces, relativ weit nach hinten liegt.

Textfig. 59. Pollenorgane von Vitrina clongata.

Die Niere selbst ist ein länglichbreiter, bei den Gebirgsvitrinen gestreckter Sack, der sich nach hinten mit breiter Basis an die Eingeweide anlegt. Dorsal ist der Nierenbeutel mit dem

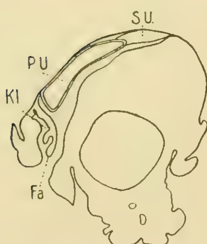
Textfig. 60.



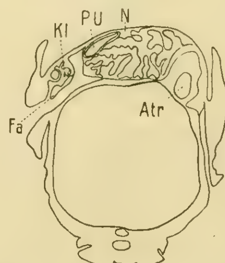
Textfig. 61.



Textfig. 62.



Textfig. 63.



Textfig. 60, 61, 62, 63. Transversalschnitte durch die Exkretionsmündungen von Vitrina pellucida, Vitrina diaphana, Vitrina brevis und Vitrina clongata.

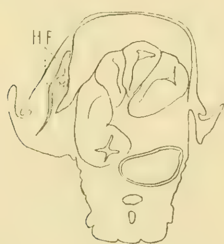
Lungendach unvollständig verwachsen. Unterseits verschmilzt die hintere, ausgezogene Basis mit dem Parenchym des Intestinalsackes in der Weise, daß eine Kommunikation mit dem venösen Blutlakunen im Bezirke der Leber ermöglicht wird. Die stark schematisierte Zeichnung und die Beschreibung Stiasnys von der Helixniere trifft nur z. T. auch für die Vitrinen zu und gibt doch die morphologischen Eindrücke, wie sie die Sektion darbietet, nicht genügend wieder.

Zunächst ist die Nierenbasis, die Stiasny als „verdünnte Wand, an der Stelle, wo sie Leber und Darm dicht anliegt", bezeichnet, in der Abbildung nur als stumpfeckig-eiförmiger Sack gegeben. In Wirklichkeit zeigt aber dieser Teil, ich möchte fast sagen, der Fuß der Niere, erstens eine charakteristische Gestalt wie Oberfläche, die bei den Vitrinen und vermutlich auch bei Helix durch das Hineinschmiegen zwischen Leber und untere Körperhaut — Diaphragma — konkav gewölbt ist. Zweitens ist hier die Wandung, die die sekretorische Oberfläche umgibt, so dünn, daß man die inneren Falten dieses Teiles genau erkennen kann. Sie zeichnen sich durch geringere Höhe und breite, blattartige Formen aus, stehen längst nicht so eng und hoch wie im vorderen Nierenteil. Die Nierenbasis ist eben als der funktionell nicht so ausgeprägte Teil zu betrachten, der noch eine kleinere Oberfläche, darum niedrigere Sekretionsfähigkeit, aber ein größeres, inneres Lumen hat (Textfig. 57, N_2 u. 59, *NiFa*). Die Falten des vorderen Nierenteiles sind ausgeprägt parallel zur Längsachse des Körpers gestellt, so daß man auf Querschnitten durch das Tier auch Querschnitte der Falten erhält (Fig. 60, 61 u. 63).

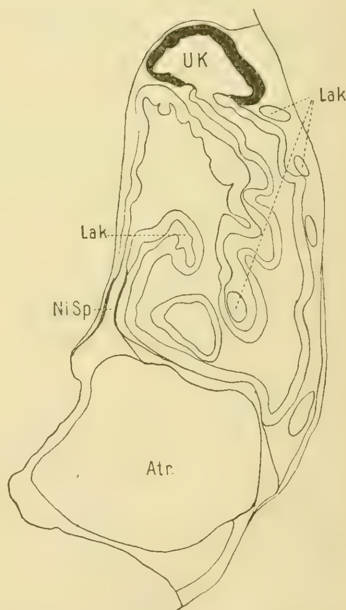
Zur Histologie der eigentlichen Nierenzellen habe ich, speziell nach den Untersuchungen von M. Krahelska, nichts hinzuzufügen. Die lebensfrischen Zellen unter dem Deckglas im Zupfpräparat besitzen ebenfalls die Fähigkeit wie die Leberzellen, sich sofort kugelig abzurunden, wenn sie aus dem Zellverbande gelöst wurden. Die Kerne sind chromatinarm, der Nukleolus tritt aber deutlich hervor. Die Harnkonkremente in den Zellen sind selten Einzelindividuen von kristalliner Radialstruktur, sondern meist zu Zwillingen, Drillingen usw. verschmolzen. In frischem Zustande sind sie durchsichtig und von dunkelgelblicher Farbe. Bei Simroth (53) wird ihre Größe für V. pellucida auf 0,011 mm angegeben. Ich habe sie aber bei dieser Art bis 20 μ groß gefunden. Die Einmündung in den primären Ureter liegt als rundliches Loch in einer Scheidewand, die den Ureterkopf von der

Niere selbst scheidet, und zwar an der vorderen Spitze der Niere. Die Scheidewand wird durch das Parenchym gebildet. Die Ränder des Porus darin sind kräftig gebaut und leicht gerundet (Textfig. 65, *UK*). Der von Plate als Ureterkopf bezeichnete Anfangsteil des primären Ureters trägt ein hohes Zylinderepithel, auf dem ich jedoch die langen Zilien, wie sie bei der Limaxniere vorkommen sollen, nicht nachweisen kann, obwohl viele Präparate sehr lange Flimmerhaare an dieser Stelle vortäuschen. Weil ich aber in demselben Präparat, z. B. in der Nierenspritze oder auf den Kalottenzellen die Flimmern erhalten, im Ureterkopf fehlen sehe, so ist mit großer Sicherheit hieraus der Schluß zu ziehen, daß sie überhaupt fehlen.

Bei V. pellucida ist der Ureterkopf auffällig gegen den übrigen Teil des rückläufigen Schenkels erweitert (Textfig. 57, *UK*). Trotzdem ist aus physiologischen Gründen die Bezeichnung Harntasche für diesen Teil zu verwerfen, wie sie M. Krahelska noch gebraucht, weil niemals nach meinen Beobachtungen eine Ansammlung des Exkrements hier erfolgt. Ebensowenig überschreitet das exkretorische Zellgebiet den Porus zum Ureterkopf, wie Stiasny noch — wunderbarerweie — für Helix angibt. Von der Porusöffnung in der Scheidewand zwischen eigentlicher Niere und Ureter ab, dient der gesamte Ureter eben nur als Harngang. Er verengt sich nach oben bald wieder, macht den Bogen und erhält sich dann bei den Gebirgsvitrinen als sekundärer Ureter in



Textfig. 64. Transversalschnitt durch Vitrina pellucida, weiter vorn, zur Demonstration der Harnfurche.



Textfig. 65. Transversalschnitt durch die Niere von Vitrina elongata.

ziemlich gleichmäßiger Weite bis herab zur Kloake, wo er in einer für alle Vitrinen typischen Harnfurche, die sich bis an das Spirakulum selbst fortsetzt, ausläuft (Textfig. 64, *Hf*). Bei V. pellucida schwillt auch der sekundäre Ureter auf mittlerer Länge nochmals auf. Das Ende des geschlossenen Harnganges bildet ein sehr enger Porus, der eine kräftige zirkuläre Muskulatur besitzt wie die Analöffnung.

Der gesamte, primäre wie sekundäre Ureter ist bei V. pellucida vollkommen histologisch einheitlich gebaut. Das Epithel besteht in seiner überwiegenden Fläche aus Zylinderzellen, die vom Ureterkopf ab vielfach zu kubischen Größenverhältnissen abfallen, sich aber auf- und abschwellend auch wieder erhöhen, entsprechend dem Epithel der Magenwände. Die Zellen tragen nun durchgehends einen ganz niedrigen, plüschartigen Flimmerbesatz, den die Literatur für die Pulmonaten bisher nicht erwähnt (Tafel IV, Fig. 10). Diese Zellform ist im übrigen mit den Stern- oder Lamellenzellen Plates identisch, wie Flächenschnitte erkennen lassen. In dies Epithel sind nun wieder vom Ureterkopf ab bis zum Ende des sekundären Ureters die „Hauben- oder Kalottenzellen" Plates eingesprengt. Sie sind die einzigen Elemente im Ureter, die lange Zilien tragen und die man nach verschiedenen Richtungen, ureteraufwärts wie abwärts gebeugt sieht. Damit widerlegt sich schon von selbst Simroths Zweifel am Flimmerzellencharakter dieser Zellform, deren „Starrheit" meiner Ansicht nach durch keinen Grund gestützt wird. Den Basalkörper, den M. Krahelska in ihnen gefunden hat, habe ich nicht nachweisen können.

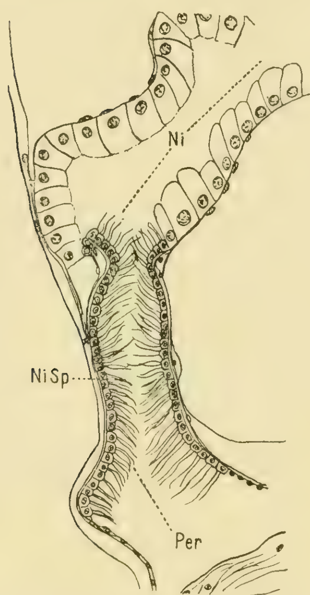
Die Kalottenzellen waren bisher nur für den sekundären Ureter konstatiert. — Am Ende dieses Ureterabschnittes treten ferner vereinzelte Schleimzellen aus dem Bindegewebe auf, die die Harngangwand durchbrechen, um ihr Sekret den Harnexkreten beizumischen, wie das in weit höherem Grade beim Darm und den Darmfäzes der Fall ist.

So bleibt uns morphologisch im Gebiet der Pallealorgane noch die Nierenspritze zu untersuchen. Sie liegt ventral an der Niere mit ihrer Längsachse quer zum Körper, so daß sie auf Transversalschnitten der Länge nach getroffen wird (Textfig. 65, *NSp*). Nur bei V. brevis ist die Niere soweit nach rückwärts geschoben, daß die Nierenspritze einen spitzen Winkel zur Längsachse des Körpers bildet und auf Querschnitten also schräg-quer geschnitten wird. Auf Totalpräparaten kann man sehen, daß die Einmündung

ins Perikard etwa auf der Mitte zwischen Vorhof und Kammer gelegen ist. In der Niere wie im Perikard begrenzen ein Paar wulstige Lippen die Einmündungsstelle. Für den histologischen Bau finde ich bei Simroth folgende drei Angaben:

1. Hohes Zylinderepithel,
2. wenig Zilien,
3. Zilien stets nierenwärts gerichtet.

Ich muß für Vitrina allen drei Angaben widersprechen. Ich habe in meinen sämtlichen Serien die Nierenspritze aufgesucht und stets nur ien ganz unscheinbares, niedriges, kubisches Epithel gefunden, wie es auch Beck für den Renoperikardialgang von Buliminus angibt. Die Kerne sind von länglicher Form und basal gestreckt gelagert. Der ganze Gang ist eine Bildung der Perikardialwandung, die in die Niere vorgeschoben ist.



Textfig. 66. Nierenspritze von Vitrina pellucida.

Ferner sind die Zilien auch relativ nicht dünn oder spärlich gestellt. Es entfallen auf eine Zelle mindestens zwei Flimmern (Textfig. 66) und sie sind nach ihrer Länge und Stärke überhaupt die größten, die ich auf Zellen des Vitrinenkörpers beobachtet habe.

Endlich gibt nicht bloß Simroth, sondern ebenso Meisenheimer für Helix pomatia, Beck für Buliminus an, daß die Flimmern der Nierenspritze stets nierenwärts gerichtet seien. Damit aber kommen wir auf die Frage nach der physiologischen Bedeutung des Organs überhaupt, das wohl als rudimentär für die Pulmonaten zu betrachten ist. Eine Angabe aber über seine Rolle im Kreislauf vermisse ich bei allen genannten Autoren. Ich selbst vermag darüber freilich auch nichts Wesentliches zu sagen. Jedenfalls aber finde ich im Perikard niemals Blut, wenn auch das Atrium oder die Kammer mit Blut gefüllt sind. Es kann also schwerlich der Niere durch diesen Gang arterielles Blut zugeführt werden. Ferner läßt sich aus einer Serie durch V. pellucida mit Sicherheit erweisen, daß die Flimmern der Nierenspritze perikardialwärts

gerichtet sind. Auf anderen Serien ist der nach der Niere gelegene Teil der Zilien nierenwärts, der nach dem Herzen gelegene perikardialwärts orientiert. Die bisherige Angabe hierüber kann also nicht mehr absolut aufrecht erhalten werden.

Die Zuführung des mit den Exkretstoffen beladenen Blutes in die Niere ist von Meisenheimer (26) klar genug beschrieben worden. Das Blut strömt aus dem dorsalen, linken Sinus in weite Gefäße aufgeteilt zu den in die Nierenfalten gesenkten Lakunen (Textfig. 65, *Lak*). Auf diesem Wege gelangt es in Berührung mit der Atemluft im Lungenraume und vermag so Sauerstoff aufzunehmen, der vermutlich für den Exkretionsprozeß nötig ist.

In der Höhe der morphologischen Ausbildung stehen also die beschriebenen Arten der Gattung Vitrina den uns bekannten höheren Heliciden wie den Nacktschnecken (Limax und Amalia) gleich, so daß wir jedes Moment primitiver Organisation in diesem Organsysteme vermissen.

X. Der Geschlechtsapparat.

Der Geschlechtsapparat der Vitrinen ist bisher am relativ genauesten gegenüber den anderen Organsystemen studiert worden, weil er bei seiner auffallenden Vielgestaltigkeit wie gewissen Primitivität innerhalb der Gattung das größte Interesse hervorrief und den meisten Anhalt für phylogenetische Beziehungen erlaubte. Weitgehende Untersuchungen, die eine Kritik möglich machten, stammen in erster Linie von Simroth (62) und in weitem Abstande von F. Wiegmann. Die Einzelsektionen von A. Schmidt (45) wie A. Lehmann, Moquin-Tandon u. a. haben daneben für unsere Zwecke eigentlich nur historischen Wert. Aber auch jene umfassendsten Studien von Simroth, die er im Anschluß an die Nacktschnecken über die Vitrinen unternommen hat und die, wie wir sehen werden, die weitgehendsten Verwandtschaftsmomente aufsuchen, können eine Vervollständigung im Einzelnen sehr gut vertragen, weil auch sie sich nur auf die Sektion als Untersuchungsmethode beschränken. Meines Wissens ist bisher nur eine Art auf Grund von Schnittserien genauer untersucht worden, und zwar V. pyrenaica-pellucida. Die Arbeit ist von P. W. Bowell 1908 in „The Irish Naturalist“ veröffentlicht; doch sind hierin laut Simroth so grobe Verwechselungen, wie Pfeilsack mit Penis, Vas deferens mit Kopfarterie vorgekommen, daß sie für uns außer

Betracht fällt. Die Abbildungen, die bisher von den Geschlechtswerkzeugen existieren, sind größtenteils sehr klein, ohne Detail oder direkt falsch wie die Zeichnung der Genitalendwege von V. pellucida, die SIMROTH (62) gibt, und die auch in das neue Werk von TAYLOR (69) übergegangen ist. Danach liegt nämlich das Receptaculum außerhalb, während es in Wirklichkeit bereits mit seinem Ansatz am Atrium genitale zwischen Penis und Vagina liegt. Ferner ist eine Muskelhülle, die den Penis umgibt, nur auf halbe Länge gezeichnet.

Die Einteilung der Heliciden nach den Genitalien von PILSBRY ist für die Vitrinen nicht anwendbar, weil wir hier getrennte Entwicklungsreihen vor uns haben und nur einige Vertreter der Vitrinen auf Grund von Primitivkonvergenz in seine erste Gruppe, nämlich die Protogona, hineinpassen würden als Tiere ohne alle Anhangsdrüsen an den männlichen wie weiblichen Geschlechtsteilen.

Für die Betrachtung unserer Formen haben wir die folgenden zwei Vorbemerkungen nötig.

1. Die Untersuchungen von J. BROCK (7) über die Entwicklung des Geschlechtsapparates der Stylommatophoren haben bewiesen, daß wir den Erwerb des Penis als sekundäre Bildung bei den Pulmonaten zu betrachten haben. Wir müßten die Entwicklung dieses Organs bei einer Gruppe mit primitiven Genitalien, also in verschiedener Höhe, und zwar proportional zur Mächtigkeit der weiblichen Teile, finden;

2. hält SIMROTH die Vitrinen für polyphyletisch und bringt sie in direkte Parallele zu den Helicarion- und Urocyclus-Arten nach dem folgenden Schema auf Grund der weiblichen Teile:

Ohne Pfeildrüse	Mit Pfeildrüse			Familie
	Pfeildrüse frei	Mit Oviduct verbunden	Mit Penis verbunden	
Vitrina pellucida	V. nivalis, brevis, elongata u. a.	V. major V. Lamarkii usw.	V. diaphana u. a.	Vitrinidae
Helicarion von Madagaskar	Helicarion von Kamerun	—	—	Helicarion nidae
Atoxon, Dendrolimax, Phaneroporus	Comorina, Urocyclus	Trichotoxon, Bukobia	Buettneria	Urocyclidae

Er unterscheidet damit drei durch Anpassung an äußere Verhältnisse gebildete Entwicklungsstufen von Halbnacktschnecken.

1. Vitrinenstufe — kleinere Tiere — mäßige, feuchte Temperatur.
2. Helicarionstufe — größere Tiere — Tropenklima.
3. Urocyclusstufe — größere Tiere — Wüstenrand.

Wieweit diese Auffassungen nun für unsere Formen richtig sind, können wir erst nach der genaueren Untersuchung beurteilen.

Klar ist zunächst das eine! Wir können nach dem Besitz oder Mangel von Anhangsdrüsen zwei Gruppen unterscheiden:

1. Die Gruppe ohne weibliche Anhangsdrüse, besser Pfeildrüse, zu der sicher V. pellucida gehört.
2. Die Gruppe mit Pfeildrüse, zu der nach SIMROTH V. elongata, V. brevis und V. diaphana gehört.

Hier aber stoße ich bereits in der Literatur auf einen Widerspruch, der SIMROTH selbst betrifft.

In seiner Arbeit von 1890 (62) gehört nämlich V. diaphana zur ersten Gruppe, d. h. sie besitzt keine Pfeildrüse, die auch aus der dort gegebenen Abbildung keineswegs ersichtlich ist. Im Gegensatz wieder zu F. WIEGMANN, der in seiner Arbeit von 1886 (71) eine freie Pfeildrüse für V. diaphana angegeben hat und wie ich in seinen Manuskripten nachprüfen kann, auch in den Skizzen zu den betreffenden Sektionen gezeichnet hat.

Zur Erklärung gibt es zwei Möglichkeiten. Entweder war die erste WIEGMANNsche V. diaphana falsch bestimmt, was auch bei SIMROTH nach den Berichten von 1886/87 (56) vorgekommen ist, wo eine V. elongata für V. diaphana gehalten worden ist, oder es gibt wirklich so stark verschiedene Arten, die äußerlich V. diaphana gleichen und nichts mit V. elongata oder V. brevis zu tun haben. Das wird um so wahrscheinlicher, als einem so guten Kenner wie F. WIEGMANN 1. schwerlich eine Verwechselung zwischen V. diaphana-Typus und V. elongata brevis-Typus passiert wäre; 2. vergleicht WIEGMANN in seinen Notizen die Größe und Morphologie der Pfeildrüse von V. diaphana mit der von V. elongata und V. brevis, hatte also die Verhältnisse bei diesen Arten scharf im Auge und 3. beschreibt er einige Jahre später V. diaphana nach frischen Tieren aus dem Harze, die ohne Pfeildrüse waren, also von normalem Typus der echten V. diaphana. Die

dagegen ihm bei Abfassung seiner Veröffentlichung bekannte Art mit Pfeildrüse stammte aus Dinkelscherben in Bayern.

Der Widerspruch Simroths aber mit der eigenen Arbeit von 1890 wird sich, meines Erachtens, allein durch den Mangel genügender histologischer Untersuchung erklären lassen, weil Simroth keine Serienschnitte durch den Penis seiner V. diaphana gemacht hat. Wohl stellt Simroth bereits 1890 V. diaphana leicht isoliert, aber doch direkt hinter V. pellucida, und zwar als eine Gruppe, die er unter dem Charakter „mit Drüsenabschnitt am Penis“ zusammenfaßt. Aber wir werden nachweisen, daß der Unterschied von V. pellucida nicht qualitativ ist und unter keinen Umständen die freie weibliche Anhangsdrüse, die „Pfeildrüse“ und der „Drüsenabschnitt am Penis“ homologisiert werden dürfen, was eben in der Arbeit von 1890 noch nicht, wohl aber in dem oben gegebenen Einteilungsschema (von 1906—10) geschieht. Weitere zweifelhafte Fragen werden wir noch zu berühren haben. Vorläufig ist hier das eine festzuhalten, daß V. pellucida und V. diaphana der Pfeildrüse entbehren, V. elongata und V. brevis sie besitzen.

Nach Simroths Pulmonatenbande in Bronns Klassen und Ordnungen (53) sind für die Vitrinen folgende Punkte charakteristisch:

1. Mangel eines Epiphallus.
2. Keine Spermatophorenbildung.
3. Kein Flagellum.

Allen gemeinsam aber sind die Elementarorgane des zwitterigen Gastropodengenitaltraktes, nämlich die Genitaldrüse, der Zwittergang, die Befruchtungstasche oder Vesicula seminalis, der Spermovidukt, die Eiweißdrüse, Vas deferens mit Penis, Receptaculum und Vagina. Für die Endwege ein gemeinsames Atrium genitale.

Was uns hier in erster Linie beschäftigen soll, ist die Differenzierung dieser Organe bei den einzelnen Arten.

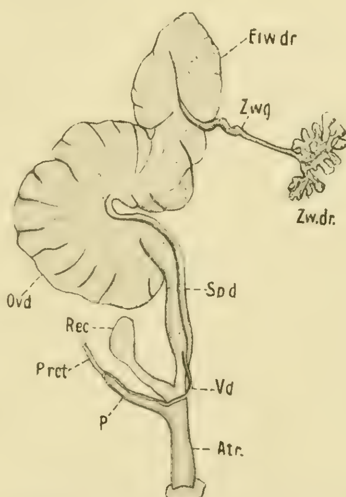
Wir beginnen die morphologische Beschreibung getrennt, und zwar mit V. pellucida.

Die Genitaldrüse liegt bei V. pellucida ganz entsprechend wie bei Helix, nämlich an der konvexen Innenseite der rechten Leber. Sie dringt mit ihren Follikeln bis auf etwa halbe Tiefe in die Leber ein, deren Läppchen sie allseitig umgeben. Präpariert man sie nun aus der Leber heraus, so erweist sie sich auch äußer-

lich nicht als geschlossene Masse wie die Drüse von Helix, sondern ist aufgeteilt in eine Anzahl lockerer Träubchen, deren jedes einen relativ langen Ausführgang besitzt. Diese ableitenden Schläuche schließen sich außerhalb der Leber zu dem stärkeren Zwittergang zusammen (Textfig. 67). Dem histologischen Aufbau, wie vor allem der zytologischen Entwicklung der Genitalzellen kann ich hier nicht großen Raum widmen.

Dem allgemein Bekannten über Histologie und Zytologie der Genitalzellen habe ich nur wenig hinzuzufügen:

1. ist zu sagen, daß sowohl die Ursamenzellen wie die Eizellen sich nicht aus einem besonderen Wandzellenbelag entwickeln! Sondern sowohl die indifferenten Zellen wie die, die sich zu Sexualzellen differenzieren, gehören demselben Epithel an, und zwar ist jede Zelle dieses Epithels fähig Sexualzelle zu werden, wie z. B. bei den Lamellibranchiern. Ich vermag nämlich nur folgende zwei Schichten zu unterscheiden.



Textfig. 67. Genitalien von Vitrina pellucida.

Die Follikel sind eingehüllt von einer bindegewebigen, lange, schmale Zellkerne führenden Membran. Auf dieser Basallamelle findet sich ein großkerniges, hochkubisches Epithel, das mit sinkender, geschlechtlicher Produktion schwindet. Aus seinem Bestande differenzieren sich die Ursamenzellen und die Eizellen, wie scheinbar auch die Follikelzellen und die Nährzellen für die Spermatiden. Die Ursamenzellen durch einen in arithmetischer Reihe verlaufenden Teilungsprozeß, die Eizellen durch Größenzunahme der einheitlichen Zelle. Und stets da, wo sich eine Eizelle ausgebildet hat, fehlen randwärts alle indifferenten Epithelzellen, weil eben diese als Nachbarn rechts und links von der heranwachsenden Sexualzelle auseinandergeschoben wurden.

Dieser epitheliale Wandbelag geht direkt in das Epithel der Ausführgänge über.

Über die zytologischen Verhältnisse der Sexualzellen gewinnt man die besten Einblicke durch lebensfrisch nach Schaudinn

fixierte Ausstrichpräparate, die vorteilhaft nach Heidenhain oder Rosenbusch mit Eisenhämatoxylin gefärbt werden.

Der animale Pol des Eies ist kenntlich durch eine helle, diffus gegen das überwiegende Deutoplasma abgesetzte Kernsaftzone, innerhalb deren der Kern oder das Keimbläschen liegt. Es ist von einer scharf begrenzten, dunkel färbbaren Membran umgeben, die dichter granuliertes Plasma und den Nukleolus oder Keimfleck umschließt. Bei ganz leichter Schrumpfung wird diese Membran noch deutlicher.

Dieser Nukleolus ist, wie sich aus Schnitten klar nachweisen läßt, auch keine Einheit, sondern an seinem inneren Rande liegt, häufig in einer ähnlichen Lage wie die Linse im Augeninnern, ein sekundärer Kernkörper in einer klaren Flüssigkeit. Der ganze, also der gesamte Nukleolus ist ebenfalls von einer stark gefärbten Membran umgeben. In toto erscheint es darum viel dunkler und undifferenziert gegen das Plasmagerüst des Keimbläschens, also des Kerns, in dem sich auch die von Beck erwähnten Chromatinbrocken finden, die manchmal dem Nukleolus anlagern, manchmal verstreut im Plasma liegen, während sich um den Kernkörper herum lauter Vakuolen stellen, die ihm basal als Bogen aufsitzen. Die Reifeteilungen machen die Eier, wie Meisenheimer sichergestellt hat, erst nach dem Verlassen der Drüse durch, im Gegensatz zu den Spermatozoen, die ihre ganze Entwicklung von der Ursamenzelle an über die Stadien der Spermatogonien und Spermatozyten, schließlich die Formenwandlungen der Spermatiden bis zum fertigen Samenfaden in der Genitaldrüse durchmachen. Die Zahl der Chromosomen scheint mir nach wiederholten Zählungen 24 zu betragen, jedoch fehlt die absolute Sicherheit, weil das Schnittpräparat hier nicht zwingend ist, und zu der Zeit, als ich die Ausstriche machte, die Spermatogenese bereits abgeschlossen war. Alle Vitrinen sind ausgesprochen protandrisch. Die Spermabildung ist von Prowazeck (37) u. a so eingehend untersucht, daß ich hier nur zu rekapitulieren hätte.

Der Zwittergang verläuft unter der Körperhaut außerhalb der Lebermasse, an dem konkaven Rande nach vorn und erreicht bald die Eiweißdrüse, unter deren nach hinten auf den Magen und die Leber geschobenen Schild er sich zunächst verliert. Er ist bei V. pellucida nur ganz wenig geschlängelt und in der Regel nur leicht tordiert. Ebensowenig erweitert sich sein Lumen zu einer Art Spermaspeicher, wie wir ihn bei den anderen Formen kennen lernen werden. Sein Epithel im Innern ist ein kräftiges,

gedrungenes, äußerst regelmäßiges Zylinderepithel mit ziemlich langen Zilien und auffallend blassem Zellinhalt. Im Anfangsteil, der sich an die Zwitterdrüse anschließt, stehen die Flimmern nur auf zwei Leisten, die zwischen sich eine Rinne lassen, ähnlich wie es BECK für Buliminus angibt. Die Leisten schwinden jedoch bald und die Flimmerbedeckung wird allgemein. Außen ist der Gang von kräftiger Muskulatur bedeckt, die ihm einen schwach gelblichen Atlasglanz verleiht. Der weitere Verlauf des Ganges war bei allen Tieren, die ich von V. pellucida untersuchte und die eben im Spätherbst gesammelt worden waren, bereits stets von der Eiweißdrüse überwachsen, deren Volumen sich mit dem Nahen der Geschlechtsperiode auf ein Vielfaches des ursprünglichen vergrößert, wie ich an V. diaphana beobachten konnte, von der ich ein Tier im September fand und sezierte (Textfig. 20). Innerhalb der Eiweißdrüse folgt nun ein Teil des Zwitterganges, die Vesicula seminalis der älteren Autoren, die Befruchtungstasche MEISENHEIMERS, die er als komplizierten, zylindrischen Körper beschreibt mit schlauchförmigen Ausstülpungen. BECK beobachtet bei Buliminus einen geräumigen Hohlraum mit einer Anzahl blindsackartiger Aussackungen. Über die prinzipiellen morphologischen Veränderungen, die hierbei mit dem Zwittergang zu dieser Ausgestaltung geführt haben, scheint von den vorstehenden Autoren keine Klarheit erzielbar gewesen zu sein, weil bei den von ihnen untersuchten morphologisch höherstehenden Formen die ursprünglichen Verhältnisse bereits zu sehr verwaschen sind. Hierfür läßt sich nun bei den Vitrinen eine Deutung gewinnen. Die Befruchtungstasche ist aus einem verwachsenen Knick des Zwitterganges, dessen Strecken sich also aneinandergelegt haben und verschmolzen sind, entstanden, denn der Querschnitt zeigt zwei Lumina, die nach dem freien Ende zu sich zu einem Lumen vereinigen, das den unteren eigentümlichen Blindsack bildet. Die reduzierten Wände der Innenseiten sind noch als Falten erhalten, die sich in das untere Lumen des leicht ausgebauchten Blindsackes fortsetzen und schließlich aufhören, so daß eine glattwandige, kurzzylindrische Höhlung entsteht. Das ganze Gebilde ist von dem gleichen Epithel wie der Zwittergang ausgekleidet. Oberflächlich ist es von einem auch bereits bei V. pellucida schon kräftigen Pigmentmantel eingehüllt, über dessen physiologische Funktion man zweifelhaft sein muß. Am ganzen Genitaltrakt des Tieres fehlt sonst eine Pigmentierung. Sie wird intensiver, sobald die Befruchtungstasche freier liegt, wie wir bei den anderen Arten

sehen werden. Daraus folgt, daß sie mehr vom Licht als von der Wärme abhängig zu sein scheint und meine Deutung geht darum dahin, daß das Pigment einen Lichtschutz für das reife Sperma bewirkt. In dem Blindsack der Vesikula habe ich niemals Eier, nur ganz vereinzelt etwas Sperma gefunden. In der Mehrzahl der Fälle war sie leer und machte einen stark geschrumpften Eindruck. Öfter waren darin Bakterien, nicht etwa degenerierte Spermatozoen, zu sehen.

Aus der Vesikula führt nach vorn ein kurzer, schmaler Kanal noch ganz vom Bau des Zwitterganges. Bald aber treten starke morphologische Veränderungen ein, die mit der Einmündung der Eiweißkanäle beginnen.

Die Eiweißdrüse ist bei den Vitrinen ein Organ von ganz ähnlicher Entwicklungskurve wie die Zwitterdrüse, d. h. auch hier zeigt sich eine strenge Beziehung zu der einjährigen Lebenszeit und einmaligen Geschlechtsperiode. An Tieren, die Mitte Oktober getötet wurden, sind die Kerne der Zellen, die die Drüsenschläuche auskleiden, noch groß und chromatinreich. Zu dieser Zeit wächst auch die Drüse noch ganz energisch, jedoch augenscheinlich weniger durch Zellvermehrung als durch die Ausdehnung der einzelnen Zelleiber, die bald von dem Eiweißsekret prall gefüllt erscheinen. Danach beginnen die Zellkerne der Drüsenzellen zu degenerieren und werden schließlich aufgelöst wie die Kerne der Speicheldrüsenzellen, so daß man nur noch vereinzelte, nicht mehr scharf umgrenzte Klümpchen an Stelle der früheren Kerne in den Zellen sieht. Am Ende dieser Entwicklung stellt dann die Eiweißdrüse eigentlich nur noch einen Speicher ihres Sekrets dar, das bei der Eiablage aufgebraucht wird. An einem Tier, das nach der Eiablage geschnitten wurde, fanden sich die Zellräume fast gänzlich geleert, in den Zellkernen, soweit sie noch vorhanden waren, war überall eine große Vakuole zu sehen. Auf der Höhe der Volumausdehnung bildet die Drüse einen schief dreieckigen, im Querschnitt gleichfalls dreieckigen Körper, dessen Basis die konkave Seite der letzten Windung teilweise beansprucht. Nach vorn schiebt sie sich weit über den Spermovidukt, nach hinten liegt sie Magen und Leber auf, nach links greift sie noch tief unter der Niere hinweg herüber. Die inneren Schläuche bedeckt ein kleinkerniges Plattenendothel. Sie mündet mit einem Haupt- und einem schwächeren Seitenkanal in den sich jetzt erweiternden Zwittergang, der von dieser Stelle ab selbst drüsiger Natur wird. Dieser Teil ist nach dem Volumen der mächtigste. Er ist als einheitlich zu rechnen bis etwa zur

Basis der vorderen Endwege, wo wir eine veränderte Ausbildung antreffen. Prinzipiell paßt er in das Schema vom Bau des Spermovidukts der zwitterigen Pulmonaten überhaupt, den Simroth durch den Vergleich mit zwei zusammengelöteten Rinnen charakterisiert. Es ist speziell der weibliche Teil des Genitaltrakts, der Uterus der älteren Autoren, der bei Vitrina so kolossal entwickelt ist, daß er als überwiegende Hauptmasse das sekundäre Cölom erfüllt. Beim Öffnen der Leibeshöhle von oben verdeckt er vollkommen alle anderen Organe.

Es sind nämlich in viel stärkerer Weise als bei Helix die Wände in wulstigen Aussackungen und blindsackartigen Falten aufgetrieben, die sich sowohl der Länge wie der Quere gebildet haben, um genügenden Platz zu finden (Textfig. 12, 47, 67). Sie umschließen oberhalb auf beiden Seiten den Ösophagus und drängen sich nach hinten in die Auskehlungen der Eiweißdrüse hinein.

Die verkürzte Achse, die mit der Prostata zusammenfällt und den Spermovidukt, wie bei Helix, gewöhnlich einseitig aufgekraust erscheinen läßt, liegt hier nicht am Außenrande, sondern in der Mitte des Ganzen, weil sich die gefalteten Massen auch nach unten herumlegen. Die Dicke der Wandungen ist die mächtigste im ganzen Körper von den histologisch einheitlichen Bildungen, die ein Lumen umschließen. Das innere Epithel des rings ausgestülpten Lumens entspricht noch zunächst dem des Zwitterganges, als dessen Fortsetzung es zu betrachten ist. Es ist eine niedrige, kubische Zellschicht, die durchgehends Flimmern trägt, obgleich sie sich nur in seltenen Fällen nachweisen lassen. Die abnorme Dicke der Wandungen aber ist durch blasige, drüsige Parenchymzellen bedingt, die ganz unregelmäßig nach Form wie Anordnung in mehreren Schichten hintereinander geschachtelt sind, doch alle mit dem inneren Lumen kommunizieren. Die Zellgrenzen erscheinen als ganz feines, unregelmäßiges Linienwerk gebrochener Geraden mit vielen Knicken und Winkeln. Das Plasma hat eine ausgesprochen wabige Struktur, der Kern ist im Verhältnis zur Zelle sehr klein und ziemlich basalständig. Die Sekretionsphasen erfolgen nicht gleichzeitig, sondern verteilt und dadurch erhält das ganze Gebilde im Schnitt ein marmoriertes Aussehen, weil die sezernierende Zelle sich intensiver färbt als die, die sich in Ruhe befindet. Das Sekret ist sehr fein. Die größten Elemente sind kugelige Tröpfchen, die sich mit Eisenhämatoxylin bräunen. Histologisch scheinen diese Zellen den Eiweißzellen der

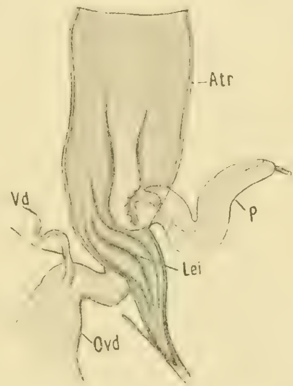
Eiweißdrüse am nächsten verwandt zu sein, denn sie entstehen aus einer gemeinsamen Anlage in dieser Gegend beim jungen Tier und ebenso finden sich bis zu gewisser Grenze Übergänge an der Stelle, wo der Zwittergang aus der Eiweißdrüse heraustritt und sich zum Spermovidukt erweitert. Das Sekret dient augenscheinlich dazu, die weiteren Häute für das Ei nach der Eiweißumhüllung zu bilden, denn an den ungeheuer prägnanten Sekretionsvorgängen bei der Kopula sehe ich diesen Teil nicht beteiligt.

Der Leitungsweg für die Geschlechtsprodukte erscheint auch hier in dem weiten Lumen nicht schematisch festgelegt, so daß man auf dieser Höhe Ei und Samenrinne nicht scharf unterscheiden kann, zumal ich nie weder Eier noch Samen in diesem Bezirke gefunden habe. Wohl scheint sich auch bei V. pellucida die Samenrinne ziemlich eng an die Einmündung der Prostatakanälchen, die Drüsentubulus und Lumen verbinden, anzuschließen. Aber diese Rinne ist äußerst seicht und die Prostata ist besonders im hinteren Teile so wenig entwickelt, daß eine Differenzierung in zwei Halbröhren erst weiter vorn, kurz vor dem Abgang des Vas deferens charakteristisch wird. Dort nimmt dann auch die Wandung ein anderes Aussehen an. Die blasigen Drüsenzellen rücken zusammen, sind kleiner und haben einen größeren kräftigeren Kern. Das innere Epithel erhöht sich und spaltet sich und die Zellen sitzen mit kräftigen Flimmern versehen als kubische Köpfe den Drüsenzellen auf. Die Prostatatubuli nehmen an Zahl zu, und die Samenrinne gliedert sich durch eine überragende Leiste von dem Eileiter ab. Die Abtrennung wird bald vollkommen, indem die Leiste mit der Gegenwand verwächst und dadurch das Vas deferens abgeschnürt wird. Die eigentliche Vagina, also der Teil, gerechnet vom Abgang des Vas deferens bis zur Basis des Blasenstieles, ist ärmer an Drüsenzellen und das Wimperepithel schwächer. Mit der Annäherung an das Genitalatrium aber buchtet sich die Vagina auf der Seite des Blasenstiels ein, so daß eine tiefe, faltige Rinne entsteht, die nach dem Blasenstiellumen hinüberführt. Das Epithel erhöht sich mit ziemlich jähem Übergange zu stark bewimperten Zellen, die mit niedrigen abwechseln, so daß ein geschwelltes Polster entsteht.

Das Receptaculum.

Das Receptaculum seminis oder die Bursa copulutrix nach Simroth — Simroth versteht unter Receptaculum die Vesicula seminalis oder Befruchtungstasche — dient bekanntlich zur Auf-

nahme des bei der Copula vom Partner übertragenen Samens. Sie zeigt bei V. pellucida ausgesprochene Kochflaschenform mit einem mäßig schlanken wie langen Halse (Textfig. 67, *Rec.*). In der Jugend, vor der Kopulation, ist der Endteil, die eigentliche Blase schmal, gestreckt und eichelförmig zugespitzt. Die Basis oder ihre Ansatzstelle am Atrium liegt, wie bereits erwähnt, zwischen Vagina und Penis und nicht außerhalb, daß die Vagina in der Mitte läge, wie die bezügliche Zeichnung SIMROTHS fälschlich darstellt. Bei der Sektion bemerkt man zwei wulstige Leisten (Textfig. 68, *Lei*), die im Atrium beginnen und sich im Lumen des Stiels auf seinem Grunde nach unten verlaufen. Die histologische Untersuchung zeigt, daß sie rein epithelialer und nicht drüsiger Natur sind. Es sind sehr stark überhöhte, kolbenförmige Zellen, die, auf schmalen Stielen sitzend, mit den verbreiterten Köpfen eine Wölbung bilden. Ihre Funktion wird wohl mechanisch gedeutet werden müssen. Weiter im Blasenstiel hinab, etwa auf der Hälfte seiner Länge, verschwinden diese Leisten und das Epithel geht in die hohen, breiten, gleichmäßigen Zylinderzellen der Samenblase über. Wimpern fehlen vollständig. Dafür aber vermögen diese Zellen zu sezernieren.



Textfig. 68. Die geöffneten Genitalendwege von Vitrina pellucida.

Nach verschiedenen Autoren soll das Sekret zur Auflösung der Spermatophorenhülle, nach anderen zur Beimischung ins Sperma dienen. Nun ist bei diesen Randzellen auch bei Vitrina eine deutliche Sekretion zu beobachten, und zwar scheinen es eiweißartige, dickflüssige Stoffe zu sein. Eine Spermatophore aber wird bei der Gattung Vitrina überhaupt nicht gebildet, sondern der Same wird flüssig in einem Schleimballen übertragen, der keine geschlossene Form besitzt. SIMROTH sieht in diesem Mangel einer Spermatophorenbildung eine Anpassung an die feuchte Umgebung. Ich möchte es eher für ein ursprüngliches Merkmal halten, und die Spermatophorenbildung für eine Anpassung an geringen Feuchtigkeitsgehalt der umgebenden Luft, weil das die höher differenzierte Form, das Leben in feuchter Umgebung dagegen, unseres Wissens, ein primärer Zustand ist, der eben keine positive, hier überflüssige Anpassung nötig machte. Das Sekret des Wandepithels kann

also bei Vitrina nicht als Lösungsmittel für Spermatophorenhüllsubstanz, sondern viel eher als Konservierungsmittel für das Sperma gedeutet werden. Die Spermaballen, die man kurz nach der Copula noch meist einheitlich in der Blase vorfindet, sind nur unvollständig von einer dünnen Schleimschicht umgeben, die besonders im hinteren Teil des Ballens vollständig fehlt. Dort zieht sich nämlich die Masse in der Regel zu einem Strang aus, der noch im Blasenstiel liegt und nur aus Samen besteht. Hierher aber kann das Sekret der Wandzellen gar nicht gelangen, so daß auch die unvollständige Hülle des vorderen Tropfens nur als mitgerissener Schleim zu erklären ist. Das Bindegewebe, das die Blase umgibt, entbehrt aller Drüsen. Es finden sich in der Hauptsache nur netzartig gekreuzte Muskelfasern. Dagegen ist der obere Teil des Blasenstiels und besonders der Grund unterhalb der Leisten mit einem starken Drüsenmantel belegt, deren Sekret, wie wir sehen werden, bei der Copula dazu dient, diesen Eingang zum Blasenstiel, in den der Penis des Partners zu liegen kommt, geschmeidig zu machen.

Die Bedeutung des Receptaculums als Aufnahme- und Aufbewahrungsbehälter für das Sperma ist aber damit noch nicht erledigt. Durch neue Befunde bei V. pellucida muß die wichtige Frage nach dem Ort der Eireife und Befruchtung in eine neue Diskussion gezogen werden.

Die ersten, sicheren Aufschlüsse hierüber verdanken wir Meisenheimer (27). Die Resultate gelten für Helix pomatia, ihre weitere Gültigkeit muß erst bestätigt werden, hat aber große Wahrscheinlichkeit für sich. In dieser Arbeit weist Meisenheimer nach, daß die Reifeteilungen des Eikerns nach dem Verlassen der Zwitterdrüse in der Befruchtungstasche oder Vesicula seminalis erfolgen, wo auch die Befruchtung stattfindet. Alle Tatsachen stimmen gut zusammen.

Die Tiere sind protandrisch. Jedes Tier, das zur Kopulation kommt, nimmt fremdes Sperma in sein Receptaculum auf, das dort solange aufbewahrt wird, bis das eigene Sperma aus den Geschlechtswegen verschwunden ist. Zu dieser Zeit ist dann die Eireife erreicht und die Eier können befruchtet werden, ohne der Gefahr der Selbstbefruchtung zu begegnen. Die Sicherheit wird vergrößert, weil nach Meisenheimer der bei der Copula übertragene Same vermutlich noch unreif, also zur Befruchtung untauglich ist und erst im Receptaculum des Partners seine Reife erlangt. Nun liegen aber die Eier im Zwittergang und der Vesikula,

das fremde Sperma im Receptaculum. Und hier fehlt ein Glied in der Kette der exakten Beobachtung, das schwer zu erbringen ist. Bisher galt nämlich die Vesikula als ein Behälter, eigenes Sperma zu reservieren, um im Falle, daß das Tier nicht zur Kopulation kommt, noch die Selbstbefruchtung der Eier zu ermöglichen. MEISENHEIMER nimmt nun an, daß es fremdes Sperma ist, was die Vesikula schließlich füllt und sagt hierzu auf p. 493 des betreffenden Bandes selbst: „. . . es ist eine Lücke, daß ich nicht die Spermatozoen auf ihrem Wege von der Endblase des Receptaculums bis an das obere Ende des Oviduktes zu verfolgen vermochte, wo ja die eigentliche Befruchtung der Eier stattfindet. Die einzige Möglichkeit ist die, daß sie am Stiel des Receptaculums hinabwandern, die Vagina passieren und der Flimmerrinne, welche als Fortsetzung des Vas deferens in der Wandung des Oviduktes gelegen ist, folgend nach oben steigen.“ — . . . „Die unmittelbar vor und während der Eiablage stattfindende Befruchtung erfolgt im obersten Abschnitt der weiblichen Leitungswege, und zwar an der Übergangsstelle von Zwittergang und Ovidukt.“ Nach der Zeichnung MEISENHEIMERS ist das eben das Divertikel der Befruchtungstasche, in der Sperma und Eizellen gemischt durcheinanderliegen. Der Vorgang des Hinaufwanderns der Spermatozoen in dem Blasenstiel und der Samenrinne des Oviduktes bietet praktisch auch keine Schwierigkeiten und ist sehr wohl denkbar. Und unnatürlich wäre es, wollte man behaupten, daß die von MEISENHEIMER festgestellte Befruchtung als mit eigenem Sperma, also als Selbstbefruchtung, aufgefaßt werden könne. Denn die Fremdbefruchtung ist fast allgemein die Regel, die Autogonie fast immer eine zwangsweise Anpassung.

Für MEISENHEIMERS Auffassung sprechen ebenfalls die sekundären Verbindungen zwischen Receptaculum oder Bursa und der Befruchtungstasche, die bei einzelnen Clausilien und individuell bei Helixiden vorkommen.

Um so erstaunter war ich darum, als ich in einer Schnittserie durch die Genitalien einer V. pellucida, die nicht lange nach einer Kopulation getötet worden war, die folgenden, merkwürdigen Verhältnisse vorfand. Zwittergang, Befruchtungstasche, Ovidukt und Samenrinne waren vollkommen leer. Die Bursa oder das Receptaculum war dagegen mit einem frischen Spermaballen gefüllt, der noch zum Teil im Blasenstiel steckte und nach vorn den Boden der Blase noch nicht erreicht hatte. Unterhalb der Spermamassen aber, in dem also freien Raum der Blase, lagen mehrere

Eier, von denen zwei deutlichst je eine Richtungsspindel und Polstrahlung zeigten (Textfig. 69). Leider läßt die unvollkommene Fixierung nicht genauere zytologische Angaben zu. Es ist also nicht zu sagen, ob es sich um die Bildung eines Richtungskörpers, also eine Reifungsphase, oder um die Kernspindel mit den beiderseitigen Kernsegmenten, deren Zahl wieder 24 zu betragen scheint, handelt. Letzteres wäre also eine Phase bereits nach der Befruchtung. Im Deutoplasma sind außerhalb der Spindelsphäre noch dichtere, chromatinähnliche Elemente sichtbar, die jedoch nicht genau zu identifizieren sind.



Textfig. 69. Rezeptakulum von Vitrina pellucida mit 2 Eiern und einem Spermaballen.

Das Wesentliche des ganzen Befundes liegt aber nicht in in der letzten Klärung jeder zytologischen Feinheit in diesem Falle, sondern im folgenden:

1. Wir finden reife oder eben befruchtete Eier an einer Stelle, wo sie bisher noch nie beobachtet wurden.
2. Das Receptaculum ist der Ort, wohin bei der Copula, wie ich beweisen kann und bereits für andere Arten sichergestellt ist, das fremde Sperma primär ergossen wird.
3. Die Eier müssen durch den Blasenstiel, und zwar zeitlich vor dem Spermaballen, der noch von der später erfolgten Kopulation her, den Eingang verstopft, in die Blase gelangt sein. Eine andere Verbindung zum Genitaltrakt existiert nicht.
4. Ein zufälliges Verirren der Eier bei der Eiablage schließt sich daraum aus, weil sie dann bereits die Hüllschichten, die Eiweißdrüse und Ovidukt bilden, besitzen müßten.
5. Keine Beobachtung an allen anderen Serien spricht dafür, daß die Befruchtung sich in anderer Weise vollzieht.
6. Es läßt sich durch Messung feststellen, daß das Lumen der Befruchtungstasche überhaupt zu enge wäre, um reife Eier von Vitrina aufzunehmen, im Gegensatz zu Helix pomatia, wo nach Meisenheimers Zeichnung wenigstens einige Dutzend Eier und Spermamassen nebeneinander

Platz finden. Die lichte Weite der Vesikula beträgt nämlich 50 μ. Der größte Durchmesser reifender Eier, in der Zwitterdrüse gemessen, 60 μ.

Es scheint mir hier eine Entwicklung mit höherer Differenzierung wie Verschiebung der Befruchtungsstelle vorzuliegen, in der Vitrina pellucida entschieden den niedrigeren Platz einnimmt. Der ursprüngliche Ort der Eibefruchtung scheint wirklich die Bursa oder das Receptaculum zu sein. Denn nur so vermag ich die Einrichtungen zu verstehen, die SIMROTH (53) anführt und zum Zwecke der Selbstbefruchtung deutet.

Sie finden sich sämtlich bei primitiven Pulmonaten. Es sind:

bei den Vaginuliden — eine Verbindung zwischen Bursa (Rezeptakulum) und Samenleiter;

bei Zonites und einigen Testacellen ein Kanal zwischen Penis und Bursa.

Was hätten nun die Kommunikationen für Zweck, wenn bei diesen Arten nicht die Bursa der Ort der Befruchtung wäre? Und zwar handelt es sich in diesen Fällen um Selbstbefruchtungsmechanismen, denn sonst würde die Verbindung der Bursa mit den Leitungswegen des eigenen Samens unverständlich.

Die erwähnte Einrichtung bei einzelnen Clausilien und individuell bei Heliciden (Atavismus!), nämlich ein Kanal zwischen Bursa und Vesikula erscheint in der Perspektive als eine Art anatomischer Mittelstufe. Ebensogut ließe sich freilich die letzte Bildung als progressiv gegen Helix pomatia z. B. auffassen, als Vereinfachung des Leitungsweges zwischen dem alten und neuen Ort der Befruchtung. Bei Vitrina ist der Blasenstiel weit, die Blase relativ sehr geräumig, die Vesikula dagegen sehr klein. Bei Helix pomatia liegen die Dinge gerade umgekehrt.

Trotzdem nun bei V. pellucida die Tatsachen so stark dafür sprechen, daß die Eier in der Bursa befruchtet werden, müssen die daraus folgenden weiteren Annahmen starken Zweifel begegnen. Es wäre nämlich nötig, daß die Eier wieder in den oberen Teil des Ovidukt, zum mindesten aber in die weiblichen Leitungswege gepreßt würden, wo die Eihüllen erst gebildet werden. Dieser Gedanke hat aber offenbar seine große Schwierigkeit, denn wenn von Spermatozoen auch solch Emporwandern in ähnlicher Form allgemein bekannt ist, fehlt für solch Hin und Her von Eiern doch jeder Beleg, so daß man nicht einmal zu einem Analogieschluß Berechtigung hat. In gleicher Weise läßt die topographische Lage-

rung der drüsigen Teile des Ovidukts, die die Eihüllen zu bilden haben, diese Art des Befruchtungsvorganges vorläufig unnatürlich erscheinen, solange nicht tatsächliche Beobachtung uns anders belehrt.

Aus den gegebenen Daten bleibt die ganze Frage noch ungelöst, die Sachlage ungereimt.

Dabei aber behalten die angeführten Tatsachen doch ihre beweisende Kraft und dürfen nicht als anormaler Fall etwa ignoriert werden.

Es wäre nun ferner einmal experimentell zu untersuchen in welcher Weise sich die Selbstbefruchtung bei isoliert erzogenen Schnecken vollzieht. Daß sie vorkommt, ist durch Künkel bei Limaciden und Arioniden experimentell erwiesen. Daß sie auch in der Freiheit eine Rolle spielt, dafür sprechen die oben genannten Einrichtungen bei Vaginuliden, Zonitiden und Testacellen und noch beweiskräftiger folgende Tatsachen nach Simroth (53):

Bei der tropischen Form von Agriolimax laevis ist gelegentlich Ausfall des Penis beobachtet.

Bei Raublungenschnecken Wegfall der Reizorgane.

Bei gewissen Heliciden ist der Epiphallus, in entgegengesetzter Richtung in ganzer Länge mit dem Penis verbunden, so daß der Penis nicht mehr ausstülpungsfähig sein soll.

Und man darf ferner nicht vergessen, daß auch in der Annahme der Meisenheimerschen Darstellung des Gesamtaktes Schwierigkeiten liegen.

Sie fordert nämlich das keineswegs belegte restlose Ausstoßen des eigenen Samens vor der Überwanderung der fremden Spermatozoen aus der Bursa in die Vesikula, wenn anders die Kopulation nicht vollkommen überflüssig erscheinen soll. Es wird sich nun nie absolut beweisen lassen, ob Spermamassen in der Vesikula vom selben Tiere, wo sie bei Ausfall der Kopula zur Selbstbefruchtung reserviert gehalten wurden, stammen oder von einem Artpartner. Das Funktionieren der Fremdbefruchtung in der Vesikula setzt also ein zuverlässiges Arbeiten der Protandrie voraus, und das Vermögen des Organismus, nach einer Kopulation respektive nach der Kopulationsperiode allen eigenen Samen entfernen zu können, bevor der fremde überführt wird.

Damit steht aber in Widerspruch, daß V. pellucida noch kopuliert, während sie bereits Eier ablegt, was ich durch Beobach-

tung feststellen konnte. (Ebenso finden sich in der Vagina, nicht in der Samenrinne, bei einem in der Copula fixierten Tiere Spermatozoen.) Es wird damit für meine Auffassung immer wahrscheinlicher, daß wir es bei der ganzen Frage mit einer anatomischen, nicht phylogenetischen Entwicklungsweise zu tun haben, in der der ursprüngliche Ort der Fremdbefruchtung die Bursa ist, worauf so manche nach den Genitalien primitive Pulmonaten, wie eben die Vitrinen hindeuten. Die Eier, die in ganz kleinen Posten abgesetzt werden, könnten dann in dem unteren Ende der Vagina durch eine zeitlich verschiedene Sekretion der drüsigen Teile ihre Hüllen empfangen. Und erst bei anderen, wie höheren Formen erfolgt eine Verschiebung der Befruchtungsstelle nach dem oberen Teile des Genitaltraktes, wo zuerst die Vesikula noch zu klein und gering entwickelt ist, daß sie nur als Samentasche dienen kann und im Vorbeigleiten die Eier befruchtet werden analog den Einrichtungen bei höheren Insekten. Ständen nicht die bei V. pellucida gemachten Befunde dagegen, so würde ich für Vitrina diese Deutung in Anspruch nehmen. Es wäre als letzte Möglichkeit, den abnormen Befund aufzuklären, nicht ausgeschlossen, daß die Eier im Receptaculum von V. pellucida gar nicht vom Tier selbst, sondern von dem Begattungspartner stammen, wo sie bei der Spermaentleerung zufällig aus der Zwitterdrüse mitgerissen worden sind. Aber auch das ist nur eine Annahme, denn der Gegenbeweis fehlt. Ebensowenig kann ich die Deutung Meisenheimers für diesen Fall berechtigt finden.

Er vermutet, daß das Tier sich in der Eiablage befand und gleich danach kopulierte, was bei Vitrinen vorkommt, und daß so Eier, die in den unteren Endwegen lagen, zufällig mit dem Spermaballen in das Receptaculum geschoben worden sind. Es fehlen den Eiern aber ja die Hüllen, die es besitzen muß, um abgelegt werden zu können! Die sozusagen modernsten oder jüngsten Heliciden, wie Helix pomatia, bieten endlich die gegenwärtig vollkommenste Ausbildung der Vesikula als Befruchtungstasche.

Vas deferens und der Penis.

In Bronns Klass. und Ordg., Mollusca, Bd. III, Pulmonata von Simroth (53) findet man folgende Angabe:

Der Penis von V. pellucida, der aller Drüsen und Reizorgane ermangelt, zeichnet sich durch eine äußere Muskelscheide aus, die bis zum Eintritt des Samenleiters heraufreicht. Eine seitliche

Wulst mag als Glans dienen; dazu untere Reizpapillen, von ähnlicher Chondroidstruktur wie die Zähne der Oncidiiden.

In Taylor (69) lautet die knappe Beschreibung: The vas deferens soon after leaving the conjoined ducts is bent upon itself and also runs parallel with and close to the penis theath, to which it is closely bound by a thin muscular sheath; the penis sheath is apparently formed by a simple thickening of the vas deferens, but its lumen is not central, being nearer the outer wall, and distally is of a glandular structure, separable into an upper and a lawer portion, the vas deferens entering at the point of junction, the upper glandular section and omesided swelling kannot be explained as a flagellum as the retractor is affixed at that point.

Das sind die wesentlichsten Angaben, die darüber existieren. Sie bedürfen verschiedener Erweiterungen wie Korrektur.

Der Penis liegt stets rechts außerhalb auf der Oberseite der Genitalien. Bei Tieren, die noch nicht kopuliert haben, ist er tief und fest in die Oberfläche der Oviduktwülste eingebettet (Fig. 88). Der Samenleiter geht erst relativ spät vom Ovidukt ab, so daß die Vagina sehr kurz wird. Er läuft auf der Innenseite des Winkels, den Vagina und Penis miteinander bilden, herauf bis zur Basis des Atriums. Hier ist ringförmig um die Penisbasis der bei Simroth wie Taylor erwähnte Muskelschlauch angeheftet. Das Vas deferens tritt an seiner unteren Grenze in ihn ein, so daß man bei der Sektion zunächst glaubt, er eröffnete sich bereits in das Penislumen selbst. Öffnet man dagegen die Muskelhülle oder untersucht Schnitte, so erkennt man, wie der Samenleiter eng parallel der eigentlichen Penisscheide bis zu deren oberen Ende verläuft und erst an deren Pol mit jähem Knick um 180° in diese eintritt. Dieser Knick legt sich bei der Kopulation natürlich in eine Gerade. Der histologische Aufbau des Samenleiters ist ziemlich gleichförmig, seine Gestalt ebenfalls nur ganz wenig differenziert. Kurz nach der Abschnürung vom Ovidukt erweitert sich sein Lumen etwas, doch nicht charakteristisch genug, um diesen leicht verdickten Teil etwa als Patronenstrecke zu bezeichnen, wo sich das für eine Kopulation gewöhnliche Maß von Sperma ansammelt. Vor dem Eintritt in den Penis verengt sich der Schlauch wieder, um dann vollkommen glatt und ebenmäßig in erstere überzugehen. Die innere Wandung ist wie der oberste Teil der Samenrinne, bereits von Flimmerepithel aus ziemlich hohen Zellen ausgekleidet. Der untere Teil ist in der verdickten Region von äußerst kräftiger Zirkulärmuskulatur umgeben. Diese nimmt nach oben hin ab und

an ihre Stelle treten teilweise zahlreiche, einzellige Schleimdrüsen, die sich, je näher der Penis selbst kommt, immer mehr vermehren.

Der Penis ist in der Regel ein kolbiger, gegen den Helixtypus gedrungener Körper, dessen grobe innere Morphologie im Taylor ganz richtig geschildert wird, während Simroths kurz zitierte Notiz darüber nur teilweise zutrifft. Er ist durchweg drüsiger Natur, deren großzellige Elemente in einem bindegewebigen Netzwerk, durch das auch Muskelfasern, jedoch nur spärlich, kreuzend liegen. Die Drüsenzellen liegen in mehreren Schichten unregelmäßig hintereinander und ergießen ihr Sekret, das stets die schon beschriebenen, stark färbbaren Körnchen enthält, ausschließlich in das innere Lumen, das bei der Copula ja oberflächlich im weiblichen Teile zu liegen kommt. Auch das Epithel dieses Lumens, ein mittleres Zylinderepithel, vermag zu sezernieren, in analoger Weise wie die Wände des Receptaculums. Ein eigentliches Schwellgewebe, das die Wände des Penis selbst auftreiben könnte, vermag ich nur in ganz geringer Entwicklung am vollkommen reifen Organ, das schon zur Copula gedient hat, festzustellen. Simroths Angabe, die sich meines Erachtens schon im eigenen Text etwas widerspricht, finde ich darum nicht bestätigt, denn die Drüsen überwiegen bedeutend und Chondroidgewebe fehlt, wie gesagt, fast ganz. Von Chondroidbildungen, wie bei den Oncidiiden, läßt sich vollends nichts auffinden. Wohl aber ist die Wandung im ganzen verschieden. Auf einer Seite ist sie gleichmäßig stark von der Basis bis zur Penisspitze. Ihr gegenüber aber verdickt sich das Gewebe zu einem hohen, gewölbten Polster, das mit freier, breiter Spitze zungenförmig im oberen Teile endet. Es ist das der Teil, den Simroth als vermutlich der Glans gleichwertig bezeichnet. Durch ihn wird das Lumen auf die Seite gerückt und das ausgestülpte Penis muß dann eine unsymmetrisch-säbelförmige Gestalt haben.

Das oberste Stück, etwa ein Sechstel der Gesamtlänge, ragt über die locker umhüllende Muskelscheide hinaus. Auch dieser Teil ist vollkommen drüsiger Natur und zur Hälfte an seiner Spitze, zum anderen Teile an dem Knie des Samenleiters faßt der Penisretraktor an, der quer über den Ovidukt oberhalb hinweg an der Grenze zwischen diesem und der Eiweißdrüse hinab zum Kolumellarmuskel läuft, mit dem er aber nur ganz unvollkommen verschmilzt. Schon F. Wiegmann hat auf diese Tatsache als auf ein immerhin primitives Merkmal aufmerksam gemacht.

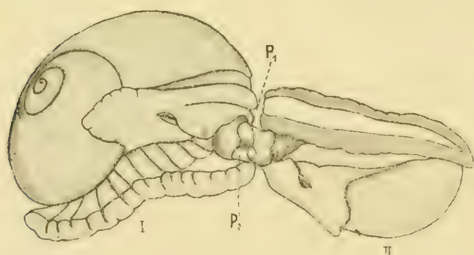
An der Basis des Penis geht das drüsendurchsetzte Gewebe, das hier nur muskelreicher wird, in den drüsigen Grund des Blasenstiels und allgemein ins Genitalatrium über.

Hier befindet sich, zwischen Penis und Blasenstiel, ein winziges Divertikel von ca. 0,3 mm Länge. Es ist mit auffällig hohen, schmalen Zylinderzellen, ganz wie der Blasenstiel, ausgekleidet und entbehrt jeder sonstigen Differenzierung. Nichts weist darauf hin, ja seine Lage widerspricht dem, daß wir es als ein Rudiment der Pfeildrüse, die wir bei V. elongata und brevis kennen lernen, aufzufassen haben.

Das Genitalatrium ist ein kräftiger, breiter Schlauch, der sich hinten verbreitert und ca. 1 mm Länge besitzt. Seine Wände sind von kräftigen Muskelfasern durchkreuzt und deren Maschen, im vollkommenen Gegensatz zu SIMROTHS Angabe, mit schlauchförmigen Drüsen durchsetzt, die morphologisch ganz und gar den Eiweißdrüsen der Haut gleichen (Taf. IV, Fig. 11). Sie öffnen ihre Hälse durch das flimmerlose Epithel der Wandung ins Innere des Atrium, das bei der Copula ebenfalls nach außen gekehrt wird. Zwischen Atrium und innerer Leibeswand spannen sich Muskelbündel, die als sekundäre Retraktoren zu wirken vermögen.

Die Kopulation von V. pellucida.

Es gelang mir in einem Falle, eine Kopulation von V. pellucida zu fixieren und die anatomischen Verhältnisse zu untersuchen. Die gegenseitige Stellung der Tiere ist in Textfig. 70 wiedergegeben. Im Leben war Nr. 2, das kleinere Tier, nicht so stark dorsal übergedreht. Wie schon aus dieser ersten Abbildung ersichtlich ist, ist das ganze Genitalatrium bis zu seiner unteren Wurzel in der Körperwand blasenartig ausgestülpt.



Textfig. 70. Kopula von Vitrina pellucida.

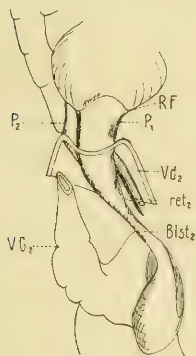
Durch Sektion legte ich nun bei dem kleineren Tier den inneren Situs frei und erhielt dadurch das Bild (Textfig. 71). Wir sehen den Penis des Partners im unteren Teile des Blasenstiels von Tier 2 (73).

Rechts neben Blasenstiel$_2$ verläuft der Retraktor$_2$ und das Vasdeferens$_2$ vom Penis$_2$, der durch Penis$_1$ verdeckt wird. Die Peniswurzeln gegen das Atrium markieren sich durch eine leichte Ringfalte (Textfig. 71 *RF*).

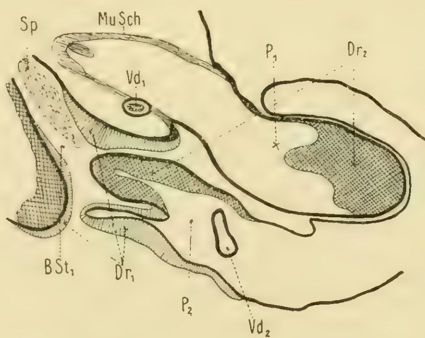
Genaueren Aufschluß gewährte sodann die Schnittserie, die auf der Höhe der Zwitterdrüse, von hinten her beginnend, zunächst transversal bis zur Höhe des Bursastiels durch Tier 1 angefertigt wurde.

Der letzte Teil, der die Verkettung der Kopulationsorgane direkt faßte, wurde sagittal geschnitten, um ein Längsprofil des ausgestülpten Penis zu bekommen.

Die oberen Teile des Genitaltraktus waren von dem Kopulationsvorgang nicht merkbar beeinflußt. In dem Ovidukt und der Samenrinne von Tier 1 lagen noch spärliche Spermamengen, ver-



Textfig. 71. Situs des Penis in den Geschlechtswegen des Partners.



Textfig. 72. Schnittbild der gleichen Verhältnisse mit Berücksichtigung der Drüsenverteilung.

mutlich ein Überschuß des nötigen, in den Partner zu überführenden Samens. Tier 2 hatte das Sperma bereits in das Receptaculum$_1$ ergossen. Vorn trug der Ballen eine stärker gefärbte Schleimkappe, der ganze hintere Hauptteil war flüssig-hüllenlos.

Das meiste Interesse boten die Sagittalschnitte. Ich gebe ein Situsbild in Textfig. 72, das aber leider nicht alle Verhältnisse zeigt.

Am Penis wird nur der drüsige, eigentliche Peniskörper ausgestülpt. Die ihn umhüllende Muskelscheide bleibt gestreckt im eigenen Atrium liegen (*MuSch*). Das Vas deferens öffnet sich nicht zentrisch-polar in der Penisspitze, sondern die Öffnung wird durch das beschriebene, unsymmetrische Drüsenkissen leicht nach hinten

an die Seite gerückt. Der Penisretraktor reicht natürlich mit dem Samenleiter bis an jene Mündungsstelle. Die Vagina öffnet sich frei neben dem vom Penis belegten Blasenstiel, ohne jedoch irgendwie aktiv beansprucht zu sein. Alle beteiligten, drüsigen Gewebe zeigen nun das von mir jemals beobachtete Maximum sekretorischer Tätigkeit.

Die Sekretion verteilt sich auf Epithelzellen und die schlauchförmigen, großen Bindegewebszellen, die das Penisinnere erfüllen und die Ränder des Atriums besetzt halten. Ich habe in Textfig. 72 die sezernierenden Zonen durch verschiedene Schraffierung unterschieden. Die einfache Schraffur bezeichnet Epithel-, die gekreuzte Bindegewebszellen.

Die Maximalproduktion von Epithelzellen findet am inneren Rand des Blasenstiels, wo dieser an die Basis des eigenen Penis grenzt (Or_1), statt. Hier übertrifft die Höhe der Sekretsäulen, die größtenteils noch über ihren Abscheidungszellen stehen, die Zellhöhe selbst um das Vier- bis Fünffache.

Ähnlich mächtige epitheliale Sekretion besteht auch auf der Seite des Penis, die dem Drüsenpolster abgekehrt ist und bei der Kopulation scheinbar dauernd gegen den äußeren Rand des Blasenstiels zu liegen kommt. Hier sezerniert dafür der Randbelag des Blasenstieleingangs weniger, so daß sich Penisoberfläche und Blasenstielwand wechselseitig ergänzen. Daß gerade hier am Blasenstieleingang die Schleimabscheidung überhaupt am stärksten ist, ist ja ohne weiteres verständlich.

Das Sekret der Drüsenzellen im Penis und letztem Teil des Samenleiters und das der Epithelzellen ist verschieden. Ersteres hat eine vollständige Übereinstimmung mit dem der Schleimzellen der Körperhaut, soweit hier der Vergleich nach gemeinsamer Schnittdicke, Fixierung und Färbung eine Kritik gestattet. Die Abscheidung der Epithelzellen dagegen ist eine stärker lichtbrechende, fett- oder glykogenähnliche Substanz, die kurz nach dem Austritt aus der Zelle sich noch färbt, weiter entfernt ein goldgelbes, emulsionartiges Aussehen besitzt, ähnlich den Fermenttröpfchen in Speicheldrüse und Leber.

Durch diese ungeheure Tätigkeit der Drüsenzellen innerhalb einer relativ kurzen Zeit erschöpft sich nun ihr Vermögen so sehr und merklich wie das jedes Gewebes im tierischen Körper nach außergewöhnlicher Leistung. Untersucht man einen Penis histologisch ganz kurz nach der Kopulation, so findet man die Zellräume dürftig, blaß und fast leer, die Zellkerne haben an Größe

bedeutend abgenommen und ihre kräftige, runde Form ist zeitlich zu einer gelappten, unregelmäßigen Gestalt verkümmert.

V. diaphana Drap. **V. diaphana affinis-Lauchagrund** (Wgm.).

Die Genitalien dieser ersten Vitrine vom Osthang des Inselsberges entsprechen nach dem Vergleich mit den bisherigen Angaben Simroths wie F. Wiegmanns so denen der typischen V. diaphana, die Simroth nach Exemplaren aus dem Auwald bei Leipzig, F. Wiegmann nach Material aus dem Harze bekannt geworden sind, daß ich auch das Exemplar, was ich untersuchen konnte, als Normaltypus für V. diaphana beschreiben kann.

Die Vitrine Wiegmanns aus dem Lauchagrunde unterscheidet sich nur ganz geringfügig nach den Genitalien von ersterer. Ich vermute, daß sie F. Wiegmann nur darum so aufgefallen ist, weil er sie nach den Artvertretern aus Bayern, die eine Pfeildrüse besaßen und die eventuell falsch bestimmt waren, untersucht hat.

Als Haupteigentümlichkeit für den Typus des Genitaltraktes von V. diaphana ist eine starke Entwicklung der männlichen Teile zu bemerken, der die weiblichen nicht gefolgt sind. Alle Unterschiede, die sie etwa gegen V. pellucida bietet, lassen sich unter dieses Generalmerkmal unterordnen (Textfig. 73 u. 74).

Ich gebe der Kürze wie Übersichtlichkeit wegen die Differenzen wie Parallelen mit V. pellucida in einzelnen Punkten.

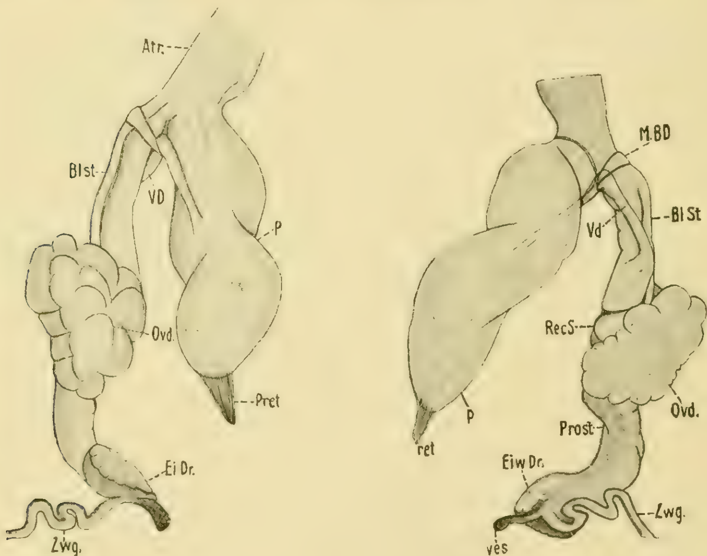
Die Zwitterdrüse hat die nämliche Lage und den gleichen Bau.

Der Zwittergang ist relativ länger und stärker geknäuelt.

Ihm sitzt als langer, säbelförmig gebogener Blindsack mit kolbig verdicktem Kopfe die schwarz pigmentierte Vesikula auf. Sie ist größer, so daß sie auch bei voll entwickelter Eiweißdrüse noch aus dieser hervorragt. Die Pigmentierung ist am freien, nicht bedeckten Ende am intensivsten. Ich vermochte sie an dem einen Stück, das mir vorlag, leider nur auf Sagittalschnitten zu untersuchen. Sie besteht im Prinzip wieder aus zwei nebeneinander liegenden Lumina, die an der Spitze durch einen Kanal kommunizieren. Am unteren Ende bildet der Zwittergang noch ein scharfes Knie, das als Tasche in die Mündung der ausgezogenen, eigentlichen Vesikula ragt. Hier würden Eier Platz finden können. Die oberen Schläuche der Vesikula sind mit einem mittleren Zylinderepithel mit sehr langen Flimmern ausgekleidet. Oberhalb, an der Verbreiterung des Spermoviduktes, der zunächst noch als einheit-

licher Spalt wie ein Sinus gebuchtet ist, mündet die Eiweißdrüse mit zwei Gängen ein.

Sie war bei dem Tier im September noch außerordentlich klein (Textfig. 73). Histologisch bot sie nichts Besonderes. Anders der Ovidukt. Er ist von der Höhe der Eiweißdrüse ab, auf der ersten Hälfte rings von kurzen, schlauchförmigen Drüsenzellen umlagert mit großen, runden Kernen, wie wir sie bei V. pellucida in seinem unteren Teile kennen lernten. Es ist aber nicht unwahrscheinlich, daß sich diese Zellen noch zu den großen, blasigen Zellen, die die dicken Wandungen bei V. pellucida zusammensetzen, mit beginnender Geschlechtstätigkeit differenzieren. Das



Textfig. 73 u. 74. Genitalien von Vitrina diaphana.

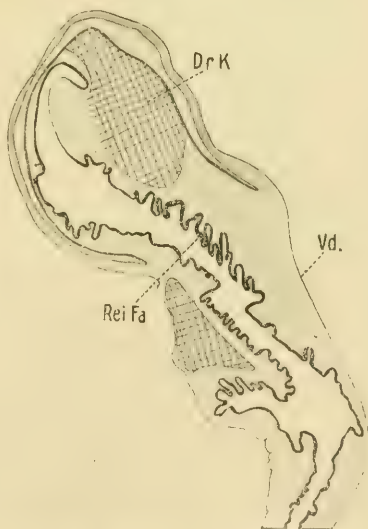
untersuchte Tier zeigte nur auf der Mitte des Ovidukts unregelmäßig blasige Auftreibungen der Wandung, die histologisch den Verhältnissen bei V. pellucida entsprachen.

Die Prostata reicht bis an die Eiweißdrüse hinauf und ist nach der Zahl ihrer Tubuli wesentlich mächtiger. Dazu ist auch die Samenrinne, in die das Prostatasekret aus den Tubuli in starken, flimmernden Kanälen in Abständen mündet, von Anfang an charakteristisch ausgebildet. In den Tubuli fallen gewisse Zellen zwischen den normalen Drüsenzellen auf, die größer sind, abgerundete Form und einen chromatinarmen Kern haben. Es scheinen mir Drüsenzellen auf einer Ruhephase zu sein.

Der Samenleiter gliedert sich etwa auf gleicher Höhe wie bei der vorigen Art vom Ovidukt ab und verläuft ebenfalls unter der Achsel, die Penis und Vagina miteinander bilden. Er wird auf der Biegungsstelle durch ein zartes Muskelband (*MB*) gehalten. Der rechte Ommatophorenretraktor kreuzt direkt zwischen Vagina und Penis hindurch (Fig. 20). Die Basis des Blasenstieles liegt nicht zwischen Vagina und Penismündung, sondern außerhalb neben der Vagina. Der Blasenstiel ist länger, die Endblase relativ klein.

Der Penis beansprucht die breiteste Ansatzstelle am Genitalatrium. Er muß durch seine stattliche Größe im Verhältnis zu den anderen Teilen auch sonst sofort ins Auge fallen. Histologisch wie morphologisch besitzt er einen komplizierteren Bau als der von V. pellucida. Simroth hat in der Arbeit von 1890 (62) eine Abbildung von ihm gegeben, die aber, nach einem Totalpräparat angefertigt, nicht alle Verhältnisse richtig darstellt.

Im Schnitt läßt sich sofort ein vorwiegend muskulöser unterer Abschnitt und ein oberer drüsiger Teil unterscheiden. Das Vas deferens mündet nun nicht, wie Simroth und Wiegmann angeben, auf halber Länge in ihn ein, wie es nach der Eintrittsstelle von außen scheinen möchte. Ebensowenig aber auch polar wie bei V. pellucida, sondern etwa auf vier Fünftel seiner Länge geht es in einem Winkel, den das distal gelegene Drüsenkissen gegen die übrige innere Oberfläche bildet, in das innere Lumen über. Ich gebe in Textfig. 75 einen halbschematischen Durchschnitt. Das ganze Organ erwies sich bereits im September vollkommen entwickelt, vor allem in der Sekretionsfähigkeit seiner Drüsen. Das beweist, wie mächtig die protandrische Entwicklung der der weiblichen Teile, wie besonders der Eiweißdrüse, vorauseilt.



Textfig. 75. Schnitt durch den Penis von Vitrina diaphana.

Die stark muskulösen Wandungen seiner Basis verschmälern sich distal und umgeben die obere Hälfte als eine freie, lockere Muskelhülle, die sich jedoch am Ende blindsackartig schließt und hier mit dem breiten, kräftigen Retraktor verwächst, der mit seiner Hauptmasse aber an dem inneren, drüsigen Kopf des Penis selbst angreift.

Diese Sachlage macht es aber wahrscheinlich, daß die Muskelhülle, die starke Längsbündel hat, einmal sich an der Ausstülpung aktiv beteiligt wie schließlich selbst mitausgestülpt wird, was bei V. pellucida nicht der Fall war.

Die innere Oberfläche, ein Zylinderepithel, ist in viele krause Falten gelegt, die im Querschnitt den Eindruck von Zotten machen (Textfig. 75).

Im unteren Teile ist es überall von kleinen einzelligen Schlauchdrüsen unterlagert, deren Sekret häufig zwischen den Epithelzellen eine Blase bildet, so daß diese auseinandergetrieben werden. Zwischen peripherer Muskelwand und innerem Epithel ist ferner hier ein charakteristisches Schwellgewebe entwickelt, das auch die Leistengebilde durchsetzt, die bei der Erektion sicherlich als Reizkörper wirken. Hier hat Simroth auch einen Kranz von Zähnen gesehen, den er in seiner Abbildung des Penis (62) einzeichnet. Ich treffe ähnliche Gebilde, die in zwei Reihen übereinander einseitig entwickelt sind und aus reinem Chondroidgewebe bestehen. Sie kommen also als besondere Differenzierung dieser Region zu der als Reizkörper wirkenden Fläche hinzu. Der distale Teil des Penis ist von einem mächtigen Lager riesiger Drüsenzellen eingenommen, die auf der gewölbten Fläche des erwähnten Kissens sämtlich ausmünden. Sie sezernieren in feiner Tröpfchenform eine stark lichtbrechende Flüssigkeit, die mit dem Sekret der großen runden Zellen in der Penisspitze von V. pellucida identisch zu sein scheint, soweit hier die ganz verschiedene Fixierung ein Urteil erlaubt. Aber auch morphologisch gleichen sie jenen, die nur etwas kleiner sind. Zu beiden Seiten des Kissens trägt das Epithel starke Flimmern, die einen geregelten Abfluß bewirken sollen.

Die Tatsache nun, daß wir diesen Drüsenabschnitt im Penis schon in geringerer Mächtigkeit bei V. pellucida antreffen, wie wir ihm in ganz ähnlicher, nur quantitativer Differenz bei V. elongata und V. brevis begegnen werden, zeugt dafür, daß er in keinem Falle als sekundäre Anhangsdrüse bezeichnet, noch viel weniger mit der Pfeildrüse homologisiert werden kann.

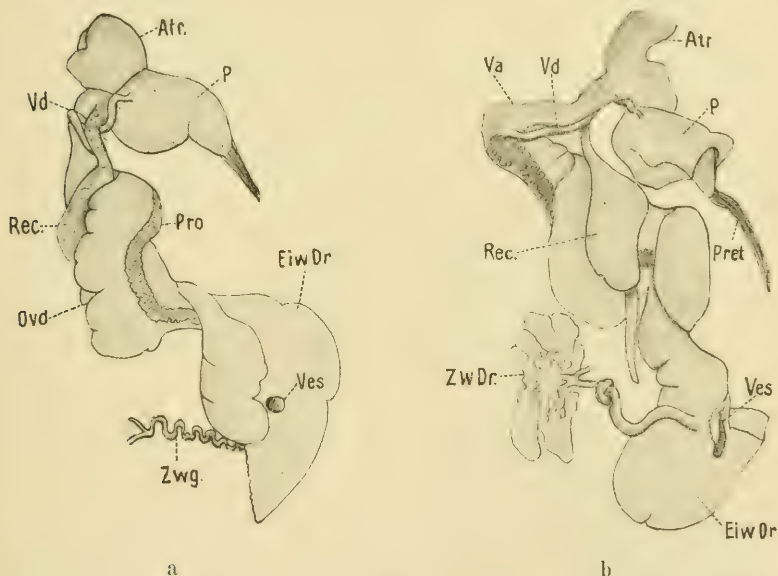
Erstens wird sich die Pfeildrüse histologisch verschieden erweisen.

Zweitens besitzen ja V. elongata und V. brevis die Pfeildrüse und damit schließt sich definitiv aus, in dem Drüsenabschnitt des Penis noch ein Homologon zu jener zu sehen.

Als wesentlichen Charakter für V. diaphana fanden wir also die maximale Entwicklung der männlichen Teile unter den Vitrinen überhaupt.

Für die Vitrina Wiegmanns aus dem Lauchagrund finde ich nun in dessen eigenen Notizen, die mir vorliegen, überhaupt keinen Unterschied in den Genitalien von der typischen Art.

Die Erklärung für Wiegmanns Annahme, es handle sich um eine neue Art oder Form, sehe ich darin, daß er die Vitrine aus



Textfig. 76a u. b. Genitalien von zwei verschiedenen Typen von Vitrina diaphana aus dem Lauchagrund.

dem Lauchagrund zeitlich nach den angeblichen V. diaphana aus Bayern (mit Pfeildrüse!) und vor den Artvertretern aus dem Harze kennen lernte.

Ich bilde zwei Genitaltrakte von Tieren aus dem Lauchagrunde, die ich selbst sammelte, ab. Textfig. 76a stammt von einer großen, grauen, Textfig. 76b von einer kleineren, dunkelschwarzblauen V. diaphana. Beide Tiere sind an genau derselben Stelle nebeneinander gefunden.

Wir erkennen zwei Unterschiede:

Beim ersten Tier umschlingt das Vas deferens die Vagina, was bei der Normalform nicht der Fall ist. Die Samenblase (Bursa) ist etwas kürzer und bei dem grauen, also in der Hautfärbung helleren Tiere pigmentiert. Beim zweiten Tier, mit dem großen Pigmentreichtum der Haut, fehlt das Pigment auf dem Receptaculum. Damit ist nebenher wieder ein Moment für meine Deutung der Pigmentfrage bei Landgastropoden gegeben.

Bei dem zweiten Tier verläuft der Samenleiter normal, dagegen nicht die Muskelscheide am Penis nicht geschlossen zur Spitze. Vielleicht eine Folge wiederholter Copula?

Die Schnittserien durch die entsprechenden Tiere boten nichts Neues.

Beide Formen differieren offenbar geringfügig von der Normalform. Am stärksten die erste, bei der der Samenleiter die Vagina umschlingt. Die Unterschiede bleiben aber so klein, daß nicht einmal mit Sicherheit eine lokale Varietät daraus zu machen ist.

Vornehmlich aber ist festzuhalten und zu betonen, daß die V. diaphana affinis F. Wiegmanns nach dem, was ich aus seinen Manuskripten entnehmen kann, sich nach den Genitalien nicht von der Normalform unterscheidet.

Schalenform, Färbung und Größe aber, auf die Wiegmann meines Erachtens zu großen Wert legte, sind zum mindesten bei den Vitrinen stets unsichere Faktoren.

Die Formen mit Pfeildrüse.

V. elongata. V. brevis.

Am genauesten konnte ich die erste Art untersuchen, von der mir genügend frisches Material, verteilt auf verschiedene Jahreszeiten, zur Verfügung stand. Die Exemplare von V. brevis waren durch langes Lagern in hohem Alkohol für die Sektion nicht recht geeignet. Auf den Schnittserien zeigte sich, daß sie vor der Fortpflanzungsperiode gesammelt waren. Darum wird sich leider der Vergleich nicht in allen Teilen gleichmäßig scharf durchführen lassen.

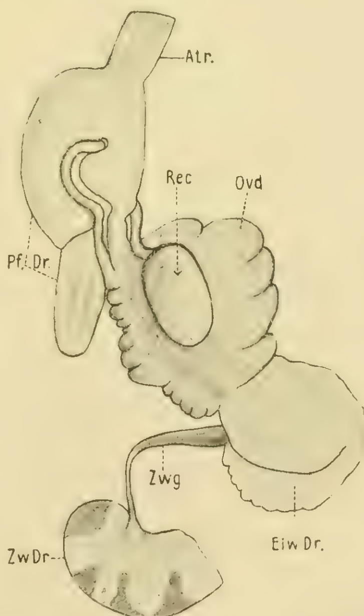
Das Hauptinteresse für diese Formen dreht sich bei Simroth vornehmlich, wie aber auch bei Wiegmann um den für beide Arten charakteristischen Appendix am Genitaltrakt, die von Simroth vielleicht mit genetischer, sicher nicht physiologischer Berech-

tigung als Pfeildrüse bezeichnete Anhangsdrüse. Die bisherige Ungeklärtheit der Sachlage, bedingt durch ungenügende Untersuchung, macht es nötig, daß auch unsere Hauptbeschreibung und Diskussion diesem Organe gilt.

Im wesentlichen richtige Abbildungen des gesamten Genitaltraktes sind für V. brevis und V. elongata von SIMROTH (62) gegeben worden. Speziellere, die sich vor allem auf die Anhangsdrüse von V. elongata beziehen, gab F. WIEGMANN (71). Skizzen für beide finden sich in seinen Manuskripten.

Wir beginnen die Beschreibung der mannigfachen Unterschiede gegen V. pellucida wieder mit der Zwitterdrüse. Angreifbar bleibt dabei freilich die Tatsache, daß man „vermutlich" heterogene Elemente, also Arten, die nicht monophyletischen Ursprungs sind, überhaupt vergleicht.

Die Zwitterdrüse ist bei beiden Arten ein festgeschlossener Körper mit nur leichten Kerben, nicht traubiger Form. Die einzelnen Acini der Drüse liegen also kompakt zusammen. Außerdem ist sie nach ihrer relativen Größe so entwickelt, daß die reduzierte rechte Leber nur noch als ein partieller Belag aus wenigen dünnen Läppchen den massigen Körper der Genitaldrüse bedeckt (Textfig. 77, *ZwDr.*).



Textfig. 77. Genitalien von Vitrina elongata.

Der Zwittergang ist ungeschlängelt und ungeknäuelt. Das ist jedoch kein Artmerkmal, denn nach den WIEGMANNschen Skizzen wie eigenen Beobachtungen kommt auch ziemlich starke Schlängelung als lokale Kontraktionserscheinung vor, was vermutlich ganz allgemein gilt.

Der Gang läuft an dem Kolumellamuskel entlang nach vorn und kreuzt vor dem Magen nach links hinüber zur Eiweißdrüse.

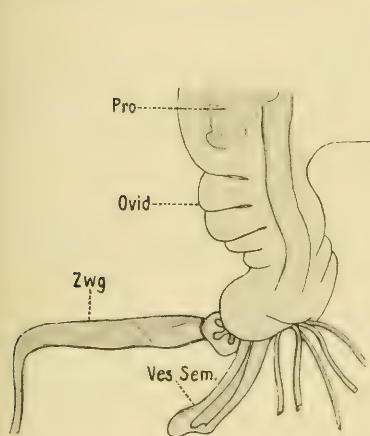
Er beginnt als dünner, schlanker Kanal, der sich bald erheblich verbreitert. Diesen erweiterten Teil findet man in der Regel zur geeigneten Zeit, im November etwa, mit Sperma gefüllt und ich möchte ihn darum auch, wie Beck bei Buliminus, als Speicher des Samens auffassen. Er ist davon prall gefüllt bis ins Gebiet der Vesikula, wo die morphologischen Verhältnisse ziemlich kompliziert werden.

Soweit nämlich, wie das Sperma lagert, ist er auch histologisch symmetrisch gebaut. Ein einfaches Flimmerepithel kleidet das Kanallumen aus, das äußerlich von Ring- und Längsmuskulatur bedeckt ist. An der Stelle, wo das Sperma aufhört, faltet sich das innere Epithel zu sechs gleichmäßigen Leisten zusammen; darauf biegt der ganze Gang scharf nach vorn um. Die inneren Epithelzellen erhöhen sich allgemein mit einer durchgehenden Erweiterung des Lumens. Von den sechs Falten bleibt keine mehr sichtbar. Dagegen bildet die vom Atrium kommende Samenrinne des Ovidukts hier oben eine hohe, überhängende Leiste aus, die sich schnell zu einem enghalsigen Blindsack, der eigentlichen Vesikula von V. elongata, abschnürt. Die Vesikula ist also ein direkter Appendix der unteren Samenrinne und durch die hohe, kammförmige Leiste wird es offenbar den eigenen Geschlechtsprodukten unmöglich gemacht, in die ihrer Bewegungsrichtung entgegengesetzte Vesikula abzuirren. Diesem Blindsack aber, der mit Sperma gefüllt war und einen einheitlichen, geraden Zylinder darstellte, liegt ein zweiter mit weiterem Lumen auf, der direkt mit dem Anfang des Ovidukts oder dem Ende des Zwittergangs kommuniziert. Beide Blindsäcke sind längs miteinander verwachsen, jedoch besteht keine direkte Verbindung zwischen ihnen. Der zweite Blindsack vermag nach seinen Größenverhältnissen wohl als Stapelplatz für mehrere reifende Eier zu dienen (Textfig. 78). Ob es dazu gebraucht wird, bleibt freilich die Frage. Höchstwahrscheinlich dagegen ist für V. elongata die Annahme, daß die Eier beim Vorbeigleiten am Hals der eigentlichen Vesikula durch das hierher geleitete fremde Sperma befruchtet werden und danach in dem gerundeten Sinus, in den die Eiweißdrüse mündet, die erste Hülle gebildet wird.

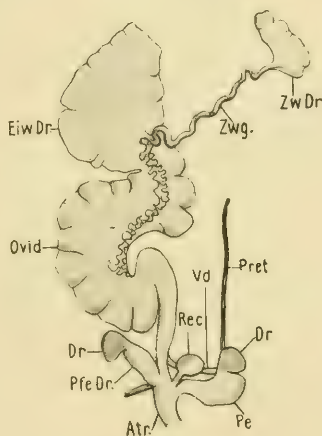
Die entsprechenden Teile bei V. brevis sind noch nicht entwickelt, trotzdem in der Genitaldrüse bereits Eier von ansehnlicher Größe liegen und die Samenbildung in vollstem Gange ist. Die Eiweißdrüse besteht oft aus einem konzentrierten Zellkomplex weniger Tubuli, der Ovidukt läuft als schmaler Kanal, in dem aber

Samenrinne und eigentlicher Ovidukt durch eine hohe Leiste scharf geschieden sind, wie bei V. elongata nach vorn, begleitet von einer äußerst kümmerlichen Prostata. Nach den Skizzen Wiegmanns scheint aber auf der Höhe der Geschlechtsreife resp. Tätigkeit des Ovidukt gerade so aufgetrieben, die Prostata ebenso entwickelt zu sein wie bei V. elongata zur entsprechenden Zeit (Textfig. 79).

Nach vorn verengt sich der Ovidukt, der immerhin die starken Ausbuchtungen, die wir bei V. pellucida kennen lernten, nicht



Textfig. 78. Zwittergang und Vesikula derselben Art.



Textfig. 79. Genitalien von Vitrina brevis.

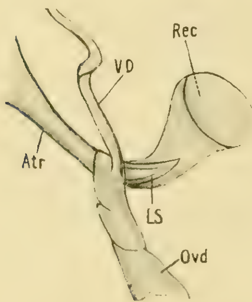
erreicht, zu einem schlanken Halse, von dem relativ früh das Vas deferens abgeht. Die Samenblase sitzt bei V. brevis an der normalen Stelle zwischen Vagina und Penis dem Atrium auf. Bei V. elongata ist die Mündung des Stieles noch in die Vagina selbst geöffnet (Textfig. 80).

Das Lageverhältnis dieser Teile gebe ich in Textfig. 81 wieder. *LL* bezeichnet die zwei Leisten, die wir bereits aus dem Blasenstiel von V. pellucida kennen. Histologisch bietet der Genitaltrakt bis hierhin nichts Eigentümliches gegen die anderen beschriebenen Arten.

Eigentlich erst jetzt, auf der Höhe des Atriums, zeigen sich die Hauptdifferenzen, die durch die Anhangsdrüse = die Pfeildrüse bedingt sind.

Rechts nach außen gliedert sich ans Atrium der Penis an, auf der linken Seite mündet die akzessorische große Drüse.

Der Penis ist nach dem Typus von V. diaphana gebaut. Es fehlt jedoch am distalen Teile die muskulöse Hülle, so daß das Drüsenende, nur durch eine feine Bindegewebsmembran zusammengehalten, frei in der Leibeshöhle lagert. Dies Drüsenpolster setzt sich auch nach unten bis weit in das Atrium hinein als eine mächtige Zunge fort. Distal ist seine Spitze in das innere Penislumen herumgeschlagen; das ausgestülpte Organ hat also vermutlich eine größere Länge als in zurückgezogenem Zustande.



Textfig. 80. Morpholog. Beziehung zwischen Vagina und Rezeptakulum bei Vitrina elongata.

Der Samenleiter mündet wie bei V. diaphana unterhalb des obersten Drüsenkopfes ein. Schwellgewebe vermisse ich ganz.

Der allgemeine Drüsenzellenreichtum ist aber um so größer.

Trotzdem ist ein gewisser Rückgang des Penis als selbstständiges Organ unverkennbar.

Das prägt sich am schärfsten bei V. elongata aus.

Es fehlt ein eigener Retraktor. Das ganze Organ ist deutlich bereits in die Aktionssphäre der Atriummuskulatur hineingezogen.

Das Atrium wird durch eine von seinem Dach vorspringende Leiste, die nach hinten bald den Boden des riesig ausladenden Raumes erreicht, in zwei Abteilungen geschieden. Der rechte Bezirk wird von den Mündungen der primären Genitalendwege eingenommen, den linken beansprucht die Pfeildrüse. Am Eingang in den Blindsack finden sich radiär gestellte, zottenartige Leisten, die aus der Wandung vorspringen und wie ein niedriger Tentakelkranz vermutlich das ausgestülpte Organ umgeben, wie Blütenblätter einer Blüte dagegen im ruhenden Zustande das innere Lumen zu schließen vermögen.

V. brevis stellt die morphologisch niedrigere Stufe gegen V. elongata dar. Wir wollen sie darum zuerst betrachten. Äußerlich erscheint sie als ein Blindsack von ganz ähnlicher Gestalt wie der Penis. Man sieht eine untere muskulöse Scheide, aus der ein freies oberes, drüsiges Ende hervorragt. Die muskulöse Scheide ist eine direkte Fortsetzung der Atriumwände. Sie ist ein einfacher Schlauch, dessen freier Rand in sein eigenes Lumen eingestülpt und hier mit der eigentlichen Pfeildrüse verwachsen ist, so daß

diese in dem Schlauche durch die Funktion der Muskeln vorwärts und rückwärts bewegt werden kann, je nachdem sich die Fixpunkte der Muskulatur verlegen (Textfig. 81). Die Verwachsung erfolgt etwa auf dem vordersten Drittel der Gesamtlänge des inneren Drüsenkörpers. Den Kopf dieses Drüsenkörpers bildet eine durchbohrte Papille aus längsgestellten und ziemlich streng radiär angeordneten Parenchymzellen, die nur an ihrem oberen Pole, als dem oberen Rande, der die zentrale Öffnung begrenzt, ganz wenig kutikularisiert sind. Darüber bedeckt die ganze Papille noch das niedrige Zylinderepithel der Atriumwandung. Die Drüse stellt im Längsschnitt einen gedrungenen vasenförmigen Körper dar. Den Kopf der Vase bildet die durchbohrte Papille. An dem eingeschnürten Hals fassen die Wände des Atriums an.



Textfig. 81. Schematischer Sagittalschnitt durch die Pfeildrüse von Vitrina brevis.

Unverständlich bleibt darum Simroths Angabe, der in der Arbeit von 1890 (62) von einer Hornpapille am Pfeilsack von V. brevis spricht und ferner auf S. 631 seines Pulmonatenbandes (53) von einem Cuticularrohr auf der Papille, durch welches das Sekret entleert wird.

Nun ist es zwar fraglos, daß durch die durchbohrte Papille das Sekret der direkt dahinterliegenden Drüsenzellen abgeführt wird, ein verhorntes Cuticularrohr aber fehlt V. brevis durchaus und die Angabe kann eigentlich nur auf einer Verwechselung beruhen, falls die Untersuchung genügend genau war.

Vollkommen unverständlich aber ist mir Wiegmanns Beschreibung, der in seiner Publikation von 1886 (71) sagt, daß die weibliche Anhangsgenitaldrüse sich als lappiger Anhang an der Rute bei V. brevis finde. Dabei aber zeigen seine Skizzen in seinen Manuskripten ganz die richtigen Verhältnisse.

Die Größe der Drüsenzellen im distalen Teil stuft sich nun von hinten nach vorn ab. Unterhalb, ringförmig um die Papille liegen die offenbar noch jungen Zellen eng aneinandergepreßt

mit kleinen dichten Kernen. Im hintersten Teile finden wir die größten, sekretionstüchtigen, die auseinander gerückt sind. Die Kerne dieser letzteren Zellen sind die größten im Vitrinenkörper überhaupt. Sie übertreffen noch den Eikern und messen 30—45 μ. Das Kernplasma ist stark mit Chromatin durchsetzt, der Nukleolus wohlentwickelt. Zweck und Funktion der Drüse ist nicht mit Sicherheit anzugeben. Bei der Fixierung kommen Ausstülpungen des ganzen Organs vor, wobei die Papille nach einer Wiegmannschen Skizze saugnapfartig aus dem Atrium hervorragt. Weil aber die Kopulation noch nicht beobachtet wurde, bleibt es immer fraglich, ob die Drüse ausschließlich als Reizorgan bei der Begattung dient. Durch die Sachlage bei V. elongata wird diese Annahme keineswegs verstärkt.

Die Pfeildrüse von V. elongata ist relativ bedeutend größer als der Penis. Die morphologische Differenz des Organs gegen V. brevis ist ziemlich erheblich. Das Atrium ist durch die ausgebuchteten Wände ihrer Ansatzstelle sehr geräumig und in die Quere gezogen, so daß es auf einem Transversalschnitt fast die ganze Körperbreite unterhalb des Verdauungstraktus einnimmt.

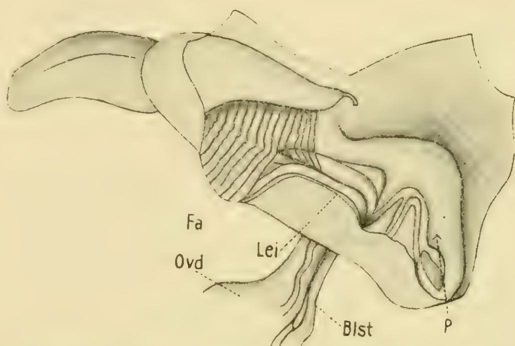
F. Wiegmann beschreibt diese Anhangsdrüse folgendermaßen: „Gegenüber der Einmündung des Penis tritt ein an seinem hinteren, freien Ende umgebogener, 2.4—2,7 mm langer, keulenförmiger Körper in die Vagina, der in seinem vorderen Teile von einer dicken Scheide umgeben ist, welche wieder in einer dünneren häutigen steckt. Äußerlich ist dieser Körper im oberen Teile von einer lockeren, schwammigen Schicht umgeben, nach deren Entfernung ein seidenglänzender, schlauchförmiger Blindsack zum Vorschein kommt, der in eine hackenförmig umgebogene, durchbohrte Chitinspitze ausläuft."

Die Verhältnisse sind richtig beobachtet, ihr Zusammenhang in physiologischem Sinne aber augenscheinlich unverstanden geblieben. An anderer Stelle gibt Wiegmann an, daß sich der innere, kolbige Teil mit der Spitze vollkommen aus der dünneren, häutigen Scheide herausziehen lasse.

In Wahrheit geht das aber nicht ohne ein wesentliches Zerreißen ab. Wie bei V. brevis stellt nämlich diese äußere Scheide wieder die schlauchförmige Ausstülpung des Atrium dar, die direkt unter dem Kopf der Drüse, wo dieser die gebogene Spitze aufsitzt, mit ihr allseitig, ringförmig verwachsen ist, so daß auch hier die eigentliche Drüse durch Muskelaktion und Blutdruck hin und hergeschoben werden kann.

Diese Partie des Atrium hat ein charakteristisches Innenrelief. Öffnet man jenes durch dorsalen Einschnitt, so fallen zuerst zwei kräftige Leisten auf, die parallel miteinander nach dem Blasenstiel hinführen (Textfig. 82).

Zweitens laufen senkrecht hierzu eine große Anzahl welliger Falten (Textfig. 82*F*), jedoch nicht total zirkulär, sondern nur auf dem Grunde der Innenfläche. Diese Falten zeigen, von hinten nach vorn sich verstärkend, eine mittlere Vorwölbung, die rinnenartig zu der Hauptrinne führt, welche durch die ersterwähnten Hauptleisten gebildet wird. Alles weist darauf hin, daß hier ein Abfluß von Sekret stattzufinden scheint. Ebenso fand ich stets die gebogene Hackenspitze des Drüsenkörpers in derselben Richtung geneigt.



Textfig. 82. Die geöffneten Endwege von Vitrina elongata.

Dieser Drüsenkörper selbst ist nun etwas komplizierter als es Wiegmann erschien.

Erstens ist er noch auf seiner Außenfläche über dem eigentlichen Drüsenmantel, dem „schwammigen Körper“ Wiegmanns, von einer kräftigen Muskelhülle bedeckt, die selbst wieder ihr eigenes Epithel, von kubischer Zellform, hat. Zwischen das Epithel und die Muskelschicht, die vorwiegend sich aus Längsbündeln zusammensetzt, schiebt sich noch eine Bindegewebslage, die sich sehr stark färbt. Die Zellen weisen Chondroidstruktur auf, die Kerne sind sehr klein und dicht. Diese Zellschicht scheidet das gebogene Rohr an der Mündung ab. Nach dem oberen freien Ende zu nimmt diese Muskelhülle an Dicke ab. Darauf folgt die mächtige Drüsenlage, die in geschlossener Lagerung bis weit herunter den inneren Kern, den seidenglänzenden, schlauchförmigen Blindsack“ Wiegmanns umgibt. Dieser besteht aus rein zirkulärer Muskulatur und umschließt ein zentrales Lumen, dessen Ausführungsgang die durchbohrte, feste Spitze am Ende

bildet. Die Innenfläche dieses Kanals ist wieder von Epithel ausgekleidet.

Es besteht also keine direkte Verbindung zwischen dem Drüsenlager und dem zentralen Abfuhrkanal, wie man erwarten sollte. Wir haben hier vielmehr den im tierischen Körper, meines Wissens seltenen Fall, daß das Sekret einer Drüse erst eine dicke Wandung passieren muß, um in seinen eigentlichen Ausführungsgang oder Sammelkanal zu gelangen. Denn in der Tat durchbricht die abgeschiedene Flüssigkeit der Drüsenzellen in lauter einzelnen Bächen die zirkuläre, dicke Muskelschicht und das Epithel des inneren Blindsackes auf seiner ganzen Länge, soweit ihm Drüsenzellen anliegen. Das Sekret setzt sich aus zwei verschiedenartigen Körpern zusammen, von denen einer das Medium, der andere die Emulsion darin bildet. Der erstere erscheint als eine klare Flüssigkeit, die in wabig verschmolzenen Fäden gerinnt. Er nimmt nur ganz geringe Färbung an. Der zweite besteht aus feinen Tröpfchen von verschiedener Größe und färbt sich mit Eisenhämatoxilin tief schwarzbraun. Beide Stoffe werden offenbar von denselben Zellen nebeneinander abgeschieden. Die zweite Sekretart, die mir das wesentliche zu sein scheint, läßt sich aber nicht in jeder geschnittenen Drüse feststellen. Ihre Abscheidung nimmt die Zellkerne, die bei der Sekretion der klaren Flüssigkeit noch keine auffällige Veränderung erkennen lassen, so stark mit, daß sie ihre Form ganz verändern und an Größe wie Chromatingehalt abnehmen. Sie besitzen dann unregelmäßig gelappte, meist mondsichelartige Gestalt und zwar liegt wie bei den Zellen der Fußdrüse der Ausschnitt im Kern auf der Seite des Sekretionszentrums.

Über die physiologische Bedeutung der Drüse gehen nun die Ansichten sehr auseinander.

Ihre Verschiebungsfähigkeit deutet auf eine Funktion bei dem Begattungsakt selbst.

Das Faltensystem dagegen, was ihr unteres Ende mit der Basis des Blasenstieles verbindet, auf eine Sekretüberführung nach der Samenblase. Hier finden sich nun gerade bei V. elongata so bedeutende Sekretmengen, daß sie nicht gut von dem Wandepithel der Blase allein abgeschieden sein können. Stets aber fehlt im Rezeptakulum der tropfenförmige, chromophile Stoff,

der überhaupt seltener angetroffen wird. Es ist nicht unwahrscheinlich, daß er darum nur für die Kopulation gebildet wird.

Leider ist es auch mir trotz mannigfacher Versuche in verschiedener Richtung nicht gelungen, eine Kopula dieser Art zu beobachten und die Tiere fixieren zu können.

Der scharfe Beweis steht also noch aus:

Doch läßt sich aus der Lage der anatomischen Verhältnisse meines Erachtens mit ziemlicher Sicherheit der Rückschluß ableiten, daß der Drüse eine Doppelfunktion 1. zur Konservierung des Spermas Sekret ins Rezeptakulum. 2. Beteiligung beim Begattungsakt zukommt.

Soll nun aber für das letztere die Drüse als ein Reizorgan dienen?

Simroth vertritt in seiner Diskussion der Vitrinen (62) diese Ansicht. Dabei bereitet ihm aber der gebogene, hackenförmige Ausführgang Schwierigkeiten.

Genetisch homologisiert er diese Drüse mit dem Pfeilsack der Heliciden, eine Annahme, die viel Wahrscheinlichkeit für sich hat, wenn auch die augenblickliche, physiologische Funktion eine stark verschiedene ist. Als beweisende Momente führt er die Zonitiden an, bei denen der Ausführungsgang der Pfeildrüse einmal verkalkt, ein andermal als Pfeil auftritt.

Wenn er aber die gebogene Konchyolinröhre am Kopf der Drüse als altes Erbstück (das plötzlich aufgetaucht sein soll) rhabdozöler Würmer erklärt, weil z. B. bei Macrorhynchus ein gekrümmtes Chitinrohr als Giftstachel und Ausführgang von einzelligen Giftdrüsen am Atrium genitale vorkommt, so geht, meines Erachtens, damit die phylogenetische Betrachtung zu weit, weil wirklich beweiskräftige Tatsachen fehlen und die Krümmung der fraglichen, durchbohrten Spitze sich viel einfacher erklären läßt. Es wäre doch geradezu ungeheuerlich, daß sich dies gebogene Rohr nur in dem einen Fall bei der sonst keineswegs so primitiven Vitrine als Erbe aus der anderen Tierklasse erhalten haben sollte.

Ich erkläre mir die Krümmung durch die Beziehung zur Samenblase, in die doch ganz sicher Sekret aus der Drüse überführt wird.

Nach der Lage der Organe zueinander muß nämlich ein leicht gebogenes Rohr den Zufluß in den Blasenstiel wesentlich erleichtern. Daß sich die Biegung in der Normallage regelmäßig nach der Blasenstielmündung richtet, erwähnte ich ja bereits.

Daß beim Begattungsakt die Spitze auch als mechanisches Reizmittel diene, welches in die Haut des Partners eingestochen wird und danach erst Sekret ausfließen läßt, hält SIMROTH, abgesehen von der krummen Form, auch durch die Gestalt der obersten Spitze für unwahrscheinlich. Er zeichnet hier (62) eine richtige Saugplatte. Ich vermag bei allen untersuchten Drüsen nur einen leicht aufgebogenen Mündungsrand zu sehen. Der (vordere) Durchmesser dieses Randes beträgt aber 45 μ und ist damit immer noch um die Hälfte feiner als die Spitze einer dünnen Nähnadel, so daß ich nicht glaube, daß es praktische Schwierigkeiten haben würde, die Haut einer Schnecke damit zu durchstechen.

Die Beschreibung der Genitalien unserer einheimischen Formen wäre hiermit beendet. Wir können nur noch eine kurze Schlußkritik im Hinblick auf das Ganze anschließen.

SIMROTH läßt sich durch seine Hypothese von dem Ursprung der Pfeildrüse bestimmen, die bisherige engere Systematik innerhalb der Gattung zu ändern. Er schließt folgendermaßen: Ist die Pfeildrüse ein altes Organ, das sich schon bei Turbellarien findet, so sind die Formen unter den Vitrinen, die es besitzen, älter als jene, die es nicht besitzen. Erstere sind also vor jene zu stellen. Den Mangel der Pfeildrüse erklärt er einfach als Verlust im Laufe der Zeit, was also für V. pellucida und V. diaphana gelten würde.

Ich vermag mich dieser Anschauung nicht anzuschließen. Wir haben nicht die geringste Handhabe, um zu begreifen, warum die letzten beiden Arten die Pfeildrüse verloren haben sollen oder ein Anzeichen, daß sie sie jemals besessen hätten. Solange das fehlt, neige ich dazu, die Gruppe V. pellucida-diaphana wie die Gruppe V. elongata-brevis viel eher für gesonderten Ursprungs zu halten, und zwar so, daß V. pellucida als älter gegen V. diaphana, V. brevis als älter gegen V. elongata anzusehen ist im Sinne der geringeren Gehäusedetorsion.

Zusammenfassung der wesentlichsten Resultate.

1. In der Gattung Vitrina existieren bedeutende Abstufungen in der Ausbildung der Schale und zwar überwiegt nach der Zahl der Arten die Schalenrückbildung, die Detorsion.

2. V. pellucida aus der norddeutschen Tiefebene ist größer und weniger pigmentiert als der Artvertreter im deutschen Mittelgebirge. Das gleiche gilt in engeren Grenzen bezüglich der Färbung für V. diaphana.
3. Im Gegensatz zu den atlantischen Vitrinen und tropischen Vitrinen besteht bei den einheimischen Arten eine feste Wechselbeziehung zwischen Mantel und Schale.
4. Flimmerepithel auf der Hautoberfläche findet sich nur auf der Sohle, ausgenommen die Längsfurchen, bis zur Fußsaumrinne und am Spirakulum.
5. Es gibt zwei Formen einzelliger Schleimdrüsen in der Haut. 1. kleine, deren Sekret stark färbbare Körnchen führt und die in erster Linie in den Körperwandungen und der Sohle liegen; 2. große, mit vakuolig blasiger Struktur, die sich hauptsächlich im Mantel und der Dorsalseite des Schwanzes finden.
6. Die V. diaphana aus dem Lauchagrund ist auffallend arm an Hautdrüsen. — Wirkung des Aufenthalts — dauernd vom Wasser feuchte und besprühte Uferränder.
7. Bei allen Arten finden sich zwei bedeutende Drüsenfelder. Das erste entspricht Becks Nackendrüse von Buliminus. Das zweite umgibt das Spirakulum.
8. Im Dach des Fußdrüsenkanals sind zwischen das Epithel, Drüsenzellen mit homogenem Sekret, das sich um wenige Vakuolen bildet, eingeschoben.
9. Andrees Beschreibung der Fußdrüse von V. pellucida bedurfen der Korrektur.
10. Ostrakum und Hypoostrakum sind wenig entwickelt. Die Bildungszone für das Periostrakum in der Mantelrinne ist genau bestimmbar. Dagegen scheint die Absonderung der Kalkschale durch die gesamte Haut des Intestinalsackes zu erfolgen.
11. Die Schalenoberfläche der Embryonen trägt Poren, die vermutlich dem Stoffwechsel dienen und später verschwinden. Das Embryo besitzt noch keinen Kalk in der Schale.
12. Die Konzentration des Kolumellarmuskelsystems entspricht nicht der Schalenmorphologie.
13. Diskussion der Pigmentierung.

    Die Flachlandtiere sind schwächer pigmentiert als die Gebirgsformen.

Selbst wenn das Hautpigment fehlt, ist innere Färbung noch erhalten.

Kopfnerven und Gefäße haben Pigment. Diese Färbung fehlt den entsprechenden Teilen im Körperinnern.

Jedoch ist stets die Vesicula seminalis kräftig pigmentiert, trotzdem sie im Innern des Intestinalsackes eingebettet liegt.

Im ganzen scheinen lichtabgewendete Teile, Sohle, Mantelunterfläche usw., pigmentarm, exponierte Partien pigmentreich.

Diese Reaktion des Körpers auf Licht wird vom Organismus in verschiedenem Sinne vermutlich ausgenutzt.

14. Klarstellung der anatomischen und physiologischen Bedeutung des „Semperschen Organs".

Das „Sempersche Organ" ist kein einheitliches Organ in strengem Sinne.

Seinen Hauptbestandteil bilden die Ganglien der Mundlappen und die Ganglienknötchen der Oberlippe.

In zweiter Linie sind, bedingt durch die Geschichte des Organs, Drüsenzellenpakete, die sowohl die erstgenannten Ganglien umlagern, wie als freie Ballen verstreut in dem Raum zwischen Kopfhaut und Schlundkopf sich finden, hinzuzurechnen.

Es besteht aber keine Beziehung des fraglichen Organs zum Ernährungssystem in dem Sinne, daß es etwa als pharyngeale Speicheldrüse aufgefaßt werden darf. Letztere Deutung beruht auf einem totalen Mißverständnis.

15. Im Gaumendach findet sich vor der Schlundöffnung eine mit Flimmerepithel bedeckte und stark innervierte Querfalte, die vermutlich noch der Geschmacks- und Tastfunktion dient.

16. Die Zellen des Radulastützepithels sind an der Bildung der Subradulamembran beteiligt.

17. 12 Odontoblasten bilden bei V. brevis den Rachiszahn, 10 den Lateralzahn. Die einzelnen Zellen sind nach der Rösslerschen Benennung von α—ε genau zu bestimmen.

Für V. elongata, die eine kräftigere Radula hat, sind es vermutlich 14 resp. 13 Odontoblasten. Die Odontoblastenzahl für die Marginalzähne ist bedeutend geringer.

18. In den Speicheldrüsen finde ich nur zwei Zellarten.

19. Die Kalkzellen der Leber dienen sekundär der Resorption.

20. Im Mitteldarm findet ebenfalls noch Resorption statt.
21. Das Darmsystem ist allgemein kräftiger bei V. pellucida, einer rein herbivoren Form. Der Darm ist kürzer bei den Gebirgsvitrinen, die zum Teil karnivor sind.
22. Der N. opticus ist ein selbständiger Nerv.
23. Die Buccalnerven sind als sympathisches System noch sehr gering entwickelt.
24. Das vorderste Fußnervenpaar dient augenscheinlich nur dem Tastsinn.
25. Der Penisnerv entspringt hoch am Pedale.
26. Ein Geruchsorgan fehlt vollständig.
27. Die Linse im Auge wird höchstwahrscheinlich von den Beckschen Zellen gebildet.
28. Die Statolithen werden von den Vakuolenzellen der Statocyste aus der Flüssigkeit, die letztere erfüllt, abgeschieden, denn man trifft sie darin in ganz verschiedener Größe, vornehmlich beim jungen Tier.
29. Durch die Detorsion der Schale tritt Querlagerung der Niere ein.
30. Die Schwanzblase oder Podocyste scheint ein zum Blutkreislauf gehöriges, motorisches Embryonalorgan zu sein.
31. Ureter und Enddarm münden durch eine Falte vom Atemraum geschieden bei allen Arten getrennt in den Atemgang.
32. Es existiert eine typische Harnfurche.
33. Der Ureterkopf ist bei V. pellucida taschenförmig erweitert und umfaßt bei allen Arten als Beutel die Nierenspitze.

    Am Ende des sekundären Ureters ist eine knopfförmige Papille ohne augenscheinliche Sonderfunktion.
34. Im primären Ureter fehlt alles sekretorische Epithel. Der histologische Aufbau dieses Teiles und der des sekundären Ureters ist einheitlich. Es besteht aus kubischem Epithel mir kurzem Flimmersaum. Diese Zellen entsprechen, wie Basalschnitte beweisen, den Sternzellen Plates.

    Dazwischen finden sich im ganzen Ureter die Hauben- oder Kalottenzellen Plates eingesprengt.
35. Die Nierenspritze liegt schräg zur Körperachse. Sie mündet zwischen Ventrikel und Atrium ins Perikard, jederseits mit zwei wulstigen Lippen. Ihr Epithel ist sehr niedrig.

    Die langen Zilien sind nicht immer nierenwärts gerichtet.

36. Diskussion über den Ort der Befruchtung auf Grund der im Rezeptakulum gefundenen Eier bei V. pellucida. Nach den Verhältnissen bei primitiven Landpulmonaten scheint die Vesicula seminalis zunächst der Selbstbefruchtung zu dienen. Die Selbstbefruchtung kann erfolgen bei Ausbleiben der Begattung. Kommt nun ein Tier, welches eigenes Sperma dort reservierte, doch noch zur Kopulation, so muß dies restlos ausgestoßen werden, wenn anders die Fremdbefruchtung nicht zwecklos erscheinen soll.

    Bei V. elongata scheint die Vesikula schon ausschließlich der Fremdbefruchtung zu dienen, wie das von Meisenheimer (28) für Helix pom. nachgewiesen ist. Der Fall bei V. pellucida ließe sich vielleicht dahin erklären, daß bei der Samenübertragung des Partners zwei Eier aus dessen Zwitterdrüse zufällig ausgeführt worden sind.

37. Entgegen Simroth ist der Penis von V. pellucida durchaus drüsiger Natur.

    Ebenso fehlen ihm Reizorgane nach Art der Zähne der Oncidiiden.

38. Bei der Kopulation zeigt der Grund des Blasenstieles, wo der Penis des Partners eingeführt wird, maximale Sekretion.

39. Der Drüsenabschnitt am Penis von V. diaphana ist nicht als Anhangsdrüse zu betrachten, mit der Pfeilsdrüse keinesfalls in Beziehung zu bringen. Er ist nur als quantitativ höhere Ausbildung desselben Organs bei V. pellucida anzusehen.

40. Die Pfeildrüse von V. brevis besitzt als Ausführgang eine gedrungene, durchbohrte Papille, der alle Cuticularbildungen fehlen und hinter der direkt die Drüsenzellen liegen, deren Sekret sie ableitet.

41. Die Befruchtungstasche von V. elongata ist höher organisiert als die von Helix.

42. Die Pfeildrüse letzter Art sitzt dem Atrium direkt, nicht der Vagina auf.

    Der gebogene Ausführgang ist eine Bildung des Bindegewebes.

    Simroths Theorie seines Ursprungs von Turbellarien her ist zurückzuweisen, weil die gebogene Form des Ausführungsganges durch die Beziehung zum Rezeptakulum sich viel leichter und näher erklärt.

Das Sekret der Drüsenzellen muß hier die dicke Zirkulärmuskelwandung des zentralen Kanals passieren, um in das sammelnde Lumen zu gelangen.

Die Pfeildrüse erfüllt vermutlich eine doppelte Funktion: 1. sondert sie ein Sekret ins Rezeptakulum ab, 2. wirkt sie vermutlich aktiv beim Begattungsakt selbst mit.

Es ist durch nichts belegt, daß V. pellucida und V. diaphana eine Pfeildrüse besessen haben.

Aus diesem Grunde müssen wir für beide Gruppen diphlytischen Ursprung annehmen, zumal, weil bei den Arten ohne Pfeildrüse die Gehäusedetorsion nicht soweit geht wie bei denen, die jene charakteristische Drüse besitzen.

Einige Daten aus der Geschichte und der Biologie der Vitrinen, sowie ihre Beziehungen zu nahestehenden Gruppen.

Nach der neuesten Systematik Simroths ist die Gattung Vitrina auf Grund so divergenter Typen wie z. B. V. pellucida und V. elongata bezüglich der Genitalien sind, zur Familie erweitert und wir erhalten folgende Übersicht, wenn wir die Anordnung nach steigender Differenzierung der Genitalien treffen:

α) Vitrinidae.
β) Urocyclidae.
γ) Limacidae.
δ) Limacidae mit Epiphallus und Spermatophore (Amalia).
ε) Südasiatische Halbnacktschnecken (Parmarion und Verwandte).
ζ) Helicarionidae (Aetiopien).
η) Hyalina.
ϑ) Zonites.
ι) Conulus.

Diese Einteilung umfaßt aber mit aller Wahrscheinlichkeit mancherlei heterogene Elemente, so daß genetische Zusammenhänge nicht etwa direkt daraus abstrahiert werden dürfen.

Sofort schalten sich bei der Frage nach der Phylogenie die drei letzten Gruppen aus, weil sie als beschalte Formen mit stärkerer Aufwindung als alle vorhergehenden, unmöglich etwa den Gipfel derselben Entwicklungsreihe darstellen können.

Unter den anderen sechs Gruppen sehen wir die Vitrinen an erster Stelle als die Formen mit den relativ primitivsten Genitalien.

Aber auch hier leiten sich nun nicht etwa die anderen fünf Gruppen von jenen her, sondern es besteht noch eine polyphyletische Zusammensetzung.

Die Gründe für diese Annahme sehe ich in einigen tiergeographischen und paläontologischen Daten, die ich ebenfalls SIMROTHschen Arbeiten entnehme (59, 62).

Demnach sind die ersten Pulmonaten aus dem Karbon bekannt, und zwar Pupa, Hyalina und Zonitesarten.

Eine Entwicklungsreihe geht dann nach SIMROTH von Hyalina über Daudebardia zu den Testacellen.

Eine andere von vitrinenähnlichen, unbekannten Stammformen einmal zu den Agriolimaces, zweitens von vitrinenartigen zu den echten Limaces und Amalien, zwischen denen wir ja in der Morphologie so manche verwandte Züge kennen gelernt haben. Ich erinnere nur an den Habitus, an den verwandten Kiefer, die Radula usf.

Die vitrinenähnlichen Formen sind kosmopolitisch, abgesehen von Südamerika.

Im ganzen läßt das auf hohes Alter der Familie schließen.

Echte Vitrinen finden sich in der Ost-Westrichtung von Asien, über Europa bis nach Nordamerika.

Nach Süden ist diese Zone bereits durch die Mittelmeerküste des afrikanischen Kontinents begrenzt.

In der äthiopischen Region werden sie durch die Helicarionarten, in der madagassischen durch die Urocycliden und auf den Comoren durch die Gattung Comorina vertreten.

Auch diese letzten drei Gruppen sind von phyletischem Gesichtspunkte aus abzutrennen, weil nicht genügend Momente dafür sprechen, ihnen mit den Vitrinen einen Ursprung zuzuerkennen.

Denn ganz ähnlich wie Südamerika ist auch Afrika vom oberen Karbon bis zum oberen Jura von den Nordkontinenten durch das Tetysmeer getrennt gewesen, während zwischen Nordamerika und Eurasien bis ins ältere Tertiär eine Verbindung durch die „Isländische Brücke“ bestand.

Es war echten Vitrinen also sehr wohl möglich, nach Nordamerika zu gelangen.

Die afrikanischen Formen aber könnten sich höchstens schon in sehr früher Zeit in Innerasien aus unbekannter Wurzel abge-

spalten haben und auf südwestlichem Wege in ihre Regionen gelangt sein, wo sie sich ganz unabhängig von den Typen in Europa entwickelt haben. Es bleiben uns daher für die asiatisch-europäisch-nordamerikanische Zone die Gruppen *α*), *γ*), *δ*), *ε*), der gegebenen Einteilung. Von ihnen bildet vermutlich die *ε*-Gruuppe die südasiatischen Halbnacktschnecken, den frühzeitig abgetrennten östlichen Flügel.

Ebenso aber muß die Abzweigung der Agriolimaces und Limaces bereits in Asien erfolgt sein, denn paläontologisch lassen sich in Europa nur die bereits scharf geschiedenen Typen echter Vitrinen einerseits, echter Nachtschnecken andererseits festellen.

Von den Vitrinen lassen sich in Europa drei anatomisch eigentümliche Gruppen nachweisen, die Simroth

als zirkumpolare,
als europäische Gebirgsgruppe und
als atlantische Gruppe (Inselvitrinen) unterscheidet.

Ihre morphologische Aufspaltung muß, wenn die Wurzel wirklich einheitlich war, was nach meiner Ansicht wegen der diskutierten Pfeildrüse gar nicht sicher ist, bereits im Mesozoikum vor sich gegangen sein, denn seit dem älteren Tertiär ist aus einer atlantischen Vitrine die Nacktschneckengattung Plutonia nachweislich entstanden, die anatomisch mit einer rezenten Azorenvitrine noch ganz übereinstimmt.

Überhaupt zeigen die Inselvitrinen die besten Entwicklungstendenzen innerhalb der drei Gruppen, denn bereits in Asien existiert in dem Limax coeruleus armeniacus eine ihnen nahe verwandte Form.

Außerdem sind sie alle bedeutend größer als die Vertreter des alpinen und zirkumpolaren Bezirkes.

Nur eine Art, eine mittlere Westform, nämlich V. major Drap. scheint sowohl nach Größe wie den Genitalien als ein Mittelglied zwischen den Insel- und den alpinen Vitrinen.

Zu letzterer Gruppe rechnet Simroth:

V. brevis, V. elongata, V. nivalis, V. truncata u. s., alles Arten, die eine Pfeildrüse besitzen.

Zum zirkumpolaren Kreise gehören:

V. pellucida, V. diaphana, V. angelicae und die nordamerikanischen Formen.

Ein Vertreter von Typus V. pellucida soll sich in Grönland finden.

Nach SANDBERGER (61) unterscheiden sich die fossilen Schalen von V. pellucida, V. diaphana und V. elongata aus dem Pleistozän Unterfrankens nicht von den rezenten. Wir haben also wohl auch in Zukunft von unseren einheimischen Formen keine großen Entwicklungen zu erwarten. Sie erscheinen eher im Rückgang begriffen, wenn man die früher notwendig geschlossene Besiedelung, die die Verbreitung ermöglicht hat, und die heute ziemlich enge lokalisierten Wohnbezirke vergleicht.

Im allgemeinen geht man nicht fehl, in all den dünnschaligen Formen die Reste der Pulmonatenfauna feuchterer Klimaperioden zu sehen, die mit glücklicher angepaßten Pulmonatenformen nicht mehr konkurrieren können, wie ein Vergleichen die Häufigkeitsziffer ergeben würde.

Was die weiteren Verwandtschaftsbeziehungen anbelangt, so erkannten wir, daß man bei den großen, vorhandenen Lücken, die nicht durch Tatsachen belegt sind, sehr stark auf Kombination und Vermutung angewiesen bleibt.

Literatur.

1) Amaudrut, A., La partie anterieure du tube digestif et la torsion chez les Mollusques gastéropodes. An. des scien. nat., 8. série, Zoologie, Tome VIII, 1898.
2) Angel, P., Histogénèse et structure de la glande hermaphrodite d'Helix pomatia. Arch. de Biologie, Tome XIX, 1903.
3) Barfurth, O., Über den Bau und die Tätigkeit der Gasteropodenleber. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXII, 1883.
4) Beck, C., Anatomie deutscher Buliminusarten. Jen. Zeitschr. f. Nat., Bd. XLVIII, Neue Folge XLI, 1912.
5) Behme, Th., Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Harnapparates der Lungenschnecken. Arch. f. Naturg., Bd. XXV, 1889.
6) Bergh, R. S., Beiträge zur vergleichenden Histologie. Anatom. Hefte I, Bd. X, 1898.
7) Brock, J., Untersuchungen über die interstitiellen Bindesubstanzen der Mollusken. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXXIX, 1883.
8) Ders., Entwicklung des Geschlechtsapparates der Stylommetophoren. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XLIV, 1886.
9) Clessin, S., Deutsche Exkursionsmolluskenfauna, 1884.
10) Collinge, W. E., On the anatomie of the Vitrina irradians of Pfeiffer. Journ. Malacol., Vol. VIII, 1901.
11) Ellermann, W., Über die Struktur der Darmepithelzellen von Helix. Anat. Anzeiger, Nr. 16, 1899.
12) Flemming, W., Untersuchungen über Sinnesepithelien der Mollusken. Arch. f. mikr. Anat., Bd. VI, 1870.
13) Fraisse, P., Über Molluskenaugen mit embryonalem Typus. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXXV, 1881.
14) Geyer, D., Unsere Land- und Süßwassermollusken. Stuttgart 1911.
15) Goldfuss, Die Binnenmollusken Mitteldeutschlands. Leipzig 1900.
16) v. Ihering, Vergleichende Anatomie des Nervensystems und die Phylogenie der Mollusken. Leipzig 1877.
17) v. Iherins, H., Über den uropneustischen Apparat der Heliceen. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XLI, 1884.
18) Ders., Morphologie und Systematik des Genitalapparates von Helix. 1. Teil. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LIV, 1892.
19) Krahelska, M., Über den Einfluß der Winterruhe auf den histologischen Bau einiger Landpulmonaten. Jen. Zeitschr. f. Nat., Bd. XLVI, 1910.

20) Lagaze-Duthiers, H., Otocystes de Mollusques. Arch. de Zool. exper., Tome I, 1872.
21) Ders., Du système nerveux des mollusques gastéropodes pulmonés aquatiques et d'un nouvel organ d'innervation. Arch. de Zool. expér. et gèn., Tome I, 1872.
22) Lang, A., Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere. Jena 1894.
23) Lehmann, A., Anatomie der lebenden Schnecken und Muscheln aus der Umgebung von Stettin.
24) Leydig, F., Zur Anatomie und Physiologie der Lungenschnecken. Arch. f. mikr. Anat., Bd. I, 1865.
25) Ders., Die Hautdecke und Schale der Gasteropoden nebst einer Übersicht der einheimischen Limacinen. Arch. f. Naturg. 1876.
26) Ders., Über das Gehörorgan der Gasteropoden. Arch. f. mikr. Anat., Bd. VII, 1871.
27) Meisenheimer, Joh., Die Weinbergschnecke Helix pomatia. Leipzig 1912.
28) Ders., Biologie, Morphologie und Physiologie des Begattungsvorganges und der Eiablage von Helix pomatia. Zoolog. Jahrb., Abteil. System., Bd. XXV, 1907.
29) Ders., Die Entwicklung von Limax maximus. I. Teil. Dissertation.
30) Moquin-Taudon, Histoire naturelle des Mollusques terrestres et fluviatiles de France. Paris 1855.
31) Nabias, B., Recherches histologiques et organologiques sur les centres nerveux des Gastéropodes. Bordeaux 1894.
32) Nalepa, A., Beiträge zur Anatomie der Stylommatophoren. Sitzungsber. d. Ak. d. Wiss. Wien 1883, Bd. LXXXVII.
33) Nusbaum, J., Die Entstehung der Spermatozoen aus der Spermatide bei Helix lutescens. Anat. Anz., Bd. XVI, 1899.
34) Pfeiffer, C., Naturgeschichte der deutschen Land- und Süßwassermollusken. 3 Bände.
35) Plate, L., Studien über ophistopneumone Lungenschnecken. I. Anatomie der Gattungen Daudebardia und Testacella. Zoolog. Jahrb., Abt., Anat. u. Ontog., Bd. IV, 1890.
36) Ders., Studien über ophistopneumone Lungenschnecken. II. Die Oncidiiden. Zoolog. Jahrb., Abt. Anat. u. Ontog., Bd. VII, 1893.
37) Ders., Beiträge zur Anatomie und Systematik der Janelliden. Zoolog. Jahrb., Abt. Morph., Bd. XI, 1898.
38) Ders., Bemerkungen über die Phylogenie und die Entstehung der Asymmetrie der Mollusken. Zoolog. Jahrb., Abt. Anat. u. Ontog., Bd. IX, 1896.
39) Pollonera, C., Monografia del Genere Vitrina. Atti accademia Torino, Vol. XXIV (XIX), 1884.
40) Prowazek, S., Spermatologische Studien. I. Arbeiten aus dem zool. Inst. Wien, Bd. XIII, 1902.
41) Retzius, G., Biologische Untersuchungen (Spermatozoen der Gasteropoden). Neue Folge, Bd. XIII.

42) ROLLE, G., Die Renoperikardialverbindung bei den einheimischen Nacktschnecken und anderen Pulmonaten. Inaug.-Diss., Jena 1907.
43) RÖSSLER, R., Die Bildung der Radula bei den cephalophoren Mollusken. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XLI, 1885.
44) ROSSMAESSLER, E. A., Iconographie der Land- und Süßwassermollusken. Dresden-Leipzig 1837, 3 Bände.
45) SARASIN, P. B., Über die Fußdrüse und drei Sinnesorgane einiger Gasteropoden. Würzburg. Zool. Arb., Bd. VI, 1883.
46) SCHMIDT, AD., Der Geschlechtsapparat der Stylommatophoren. Berlin 1855.
47) SCHMIDT, W., Untersuchungen über die Statocyste unserer einheimischen Schnecken. Inaug.-Diss., Jena 1912.
48) SCHNABEL, H., Über die Embryonalentwicklung der Radula bei den Mollusken. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXXIV, 1903.
49) SCHNEIDER, CAM., Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere. Neueste Auflage.
50) SCHUBERG, Untersuchungen über Zellverbindungen. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXXIV, 1903.
51) SCHUBERT, O., Beiträge zur vergleichenden Anatomie des Genitalapparates von Helix mit besonderer Berücksichtigung der Systematik. Arch. f. Naturg., Bd. LVIII, 1892.
52) SEMPER, C., Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Gasteropoden. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. VIII, 1857.
53) Ders., Der feinere Bau der Molluskenzunge. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. IX, 1858.
54) Ders., Reisen im Archipel der Philippinen. Wissenschaftl. Teil. 3. Landmollusken. 1870—1894.
55) SIMROTH, H., BRONNS Klassen und Ordnungen des Tierreiches (Mollusca), Bd. III, 1912. Pulmonata.
56) Ders., Die Sinneswerkzeuge der einheimischen Weichtiere. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXVI, 1876.
57) Ders., Versuch einer Naturgeschichte der deutschen Nacktschnecken. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XLII, 1885.
58) Ders., Über die deutschen Nacktschnecken. Sitzungsber. d. naturf. Gesellsch. Leipzig, 1883.
59) Ders., Über den Liebespfeil der Vitrinen. Sitzungsber. d. naturf. Gesellsch. Leipzig, 1885.
60) Ders., Über die Vitrinen. Sitzungsber. d. naturf. Gesellsch. Leipzig, 1886/87.
61) Ders., Über das Alter und die Verwandtschaft der Lungenschnecken. Sitzungsber. d. naturf. Gesellsch. Leipzig, 1886/87.
62) Ders., Über das Geruchsorgan der Parmacella Olivieri. Zool. Anz., Bd. V, 1882.
63) Ders., Die Bewegung unserer Landschnecken, hauptsächlich erörtert an der Sohle der Limax cineroniger Wolf. 1878.
64) Ders., Beiträge zur Kenntnis der Nacktschnecken. Nova Acta Leopoldina, Bd. LI, 1890.

65) Simroth, H., Lissopode Nacktschnecken von Madagaskar, den Comoren und Maritius. Voeltzkows Reise in Ostafrika 1903—1905. Wissensch. Ergebnisse, Bd. 2, 1906—1910.
66) Ders., a) Neuere Arbeiten über die Verbreitung der Gasteropoden. b) Neuere Arbeiten über die Morphologie und Biologie der Gasteropoden. Zoolog. Zentralbl., Bd. VII, 1900.
67) Smidt, H., Die Sinneszellen der Mundhöhle von Helix. Anat. Anz., Bd. XVI, 1899.
68) Sochaczewer, D., Das Riechorgan der Landpulmonaten. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXXV, 1881.
69) Spengel, J. W., Das Geruchsorgan und das Nervensystem der Mollusken. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXXV, 1881.
70) Stiasny, G., Die Niere der Weinbergschnecke. Zoolog. Anz., Bd. XXVI, 1903.
71) Taylor, Land and Freshwater Mollusca of the British isles. 1911. (V. pellucida.)
72) Thiele, Joh., Die Stammesverwandtschaft der Mollusken. Ein Beitrag zur Phylogenie der Tiere.
73) Wiegmann, F. †, Der sogenannte Liebespfeil der Vitrinen. Jahrb. d. Deutsch. malakozool. Gesellsch., Bd. XIII, 1886.
74) Ders., Sämtliche Manuskripte über die Vitrinen.
75) Yung, E., Recherches sur le sens olfactif de l'escargot. Arch. de Psychol, Tome III, 1903.

Verzeichnis der Tafelfiguren.

1. Eiweißzellen aus dem Mantel.

2. Zelle aus der Nackendrüse vor dem Sekretionsstadium.

3. Zelle aus dem Drüsenfeld am Spirakulum.

4a. Schnitt durch den hinteren Teil der Fußdrüse von V. pellucida.

4b. Drüsenzelle aus dem Dach des Fußdrüsenkanals.

5. Hälfte eines Transversalschnittes durch den Kopf von V. pellucida in der Region der drei Fühlerpaare.

6. Zellen aus den Drüsenpaketen am Mundlappenganglion. (Sempersches Organ.)

7. Sagittalschnitt durch die Odontoblasten von V. pellucida.

8. Resorptionszellen aus dem Mitteldarm von V. pellucida.

9a. Inaktive Resorptionszellen aus einer weiter hinten gelegenen Partie bei demselben Tier.

9b. Aus demselben Tier gewöhnliches Darmepithel.

10. Ureterepithel mit Kalottenzelle.

11. Schnitt durch das Genitalatrium von V. pellucida.

12a. Hautepithelzellen mit dazwischengeschalteten Nervenendigungen und einer Sinneszelle.

12b. Epithelzellen vom Mundlappen.

13a. Epithel aus der Mantelhöhle.

13b. Hautepithel ganz basal geschnitten; zeigt die Verbindung der Zellkörper gegeneinander.

Verzeichnis der Abkürzungen bei den Figuren.

1. *AG* = Atemgang
2. *Aret* = Augenretraktor
3. *AGef* = Atemgefäße
4. *AS* = Atemsinus
5. *Atr* = Atrium
6. *bp* = Basalpunkt
7. *Blst* = Blasenstiel
8. *Car* = Kardia
9. *Cer* = Zerebrale
10. *Cret* = Kolumellaretraktor
11. *Da* = Darm
12. *dm* = dorsale Muskularis
13. *Dr* = Drüsen
14. *DrPe* = Drüsenteil des Penis
15. *DilM* = Dilatorenmuskeln
16. *DrK* = Drüsenkissen
17. *EiwDr* = Eiweißdrüse
18. *Ep* = Epithel
19. *F* = Flimmern
20. *Fa* = Falte
21. *FDr* = Fußdrüse
22. *Gag* = Gallengänge
23. *Gf* = Gaumenfalte
24. *GeAtr* = Genitalatrium
25. *hE* = hohes Epithel
26. *HF* = Harnfurche
27. *IL* = Innere Lippe
28. *jZ* = junge Zellen
29. *Ker* = Kerbe
30. *Kl* = Kloake
31. *K* = Kiefer
32. *Ku* = Kutikula
33. *lS* = linker Schalenlappen
34. *LH* = Lungenhöhle
35. *Lei* = Leisten
36. *L* = Leber
37. *LiN* = Lippennerv
38. *Ma* = Magen
39. *Mgl* = Mundlappenganglion
40. *Muf* = Muskelfasern
41. *MH* = Mundhöhle
42. *MZ* = Mittelzahn
43. *M* = Mitte
44. *MD* = Mitteldarm
45. *Mant* = Mantel
46. *MuSch* = Muskelscheide
47. *NiZ* = Nierenzipfel
48. *NaDr* = Nackendrüse
49. *N.ret.Ph.* = Pharynxretraktornerv
50. *N.Pf.Dr.* = Nerv. d. Pfeildrüse
51. *N.atr.* = Nerv. atrii
52. *N.peri.* = Nerv. peritentacularis
53. *NiFa* = Nierenfalten
54. *NiSp* = Nierenspritze
55. *Ostra* = Ostrakum
56. *Ovd* = Ovidukt
57. *Oes* = Ösophagus
58. *Periost* = Periostrakum
59. *Phar* = Pharynx
60. *PaN* = Pallealnerv
61. *Pro* = Prostata
62. *Pyl* = Pylorus
63. *PC* = Protocerebrum
64. *PN* = Penisnerv
65. *Pell. int.* = Pellucida interna
66. *Pigz* = Pigmentzellen
67. *Per* = Perikard
68. *PU* = Primärer Ureter
69. *Pap* = Papille
70. *Pro* = Prostata
71. *Pret* = Penisretraktor
72. *PfDr* = Pfeildrüse
73. *R* = Rektum
74. *Rec* = Receptaculum

75. *RZ*	= Resorptionszellen	87. *SyN*	= Sympathischer Nerv
76. *Mr*	= Rückziehmuskeln	88. *SeZ*	= Sekretzelle
77. *RF*	= Ringfalte	89. *SeU*	= Sekundärer Ureter
78. *SS*	= Schalensaum	90. *StZ*	= Stützzelle
79. *SF*	= Seitenfurchen	91. *UK* — *U*	= Ureterkopf — Ureter
80. *Spir*	= Spirakulum	92. *UL*	= Untere Lippe
81. *Sn*	= Mantellippe (Schnibbe)	93. *V.*	= Ventrikel
82. *SpDr*	= Speicheldrüsen	94. *Ves*	= Vesikula
83. *Se*	= Sekretion	95. *Wa*	= Wall
84. *SO*	= Sempers Organ	96. *Ve*	= Vene
85. *SpOvd*	= Spermovidukt	97. *Vg*	= Vagina
86. *Schld*	= Schlund	98. *Z*	= Zelle

Druck von Ant. Kämpfe in Jena.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Vorträge über Deszendenztheorie.

Gehalten an der Universität Freiburg i. Br.

von

Professor **August Weismann.**

Dritte verbesserte Auflage.

Mit 3 farbigen Tafeln und 141 Abbildungen im Text. (XXIV, 697 S.)

1913. Preis: 11 Mark, geb. 13 Mark.

Inhalt: 1/2. Allgemeine und historische Einleitung. — 3. Das Prinzip der Naturzüchtung. — 4. Die Färbungen der Tiere und ihre Beziehung auf Selektionsvorgänge. — 5. Eigentliche Mimicry. — 6. Schutzvorrichtungen bei Pflanzen. — 7. Fleischfressende Pflanzen. — 8. Die Instinkte der Tiere. — 9. Lebensgemeinschaften bei Symbiosen. — 10. Die Entstehung der Blumen. — 11. Sexuelle Selektion. — 12. Intraselektion oder Histonalselektion. — 13. Die Fortpflanzung der Einzelligen. — 14. Die Fortpflanzung durch Keimzellen. — 15. Der Befruchtungsvorgang. — 16. Der Befruchtungsvorgang bei Pflanzen und Einzelligen. — 17/19. Die Keimplasmatheorie. — 20/21. Regeneration. — 22. Vererbungserscheinungen im engeren Sinne. — 23. Anteil der Eltern am Aufbau des Kindes. — 24. Prüfung der Hypothese einer Vererbung funktioneller Abänderungen. — 25. Einwürfe gegen die Nichtvererbung funktioneller Abänderungen. — 26/27. Germinalselektion. — 28. Biogenetisches Gesetz. — 29/30. Allgemeine Bedeutung der Amphimixis. — 31. Inzucht, Zwittertum, Parthenogenese und asexuelle Fortpflanzung und ihr Einfluß auf das Keimplasma. — 32. Mediumeinflüsse. — 33. Wirkungen der Isolierung. — 34/35. Entstehung des Artbildes. — 36. Artenentstehung und Artentod. — 37. Urzeugung und Entwicklung. — Schluß

Wiener klinische Wochenschrift, Nr. 31 vom 31. Juli 1913:

Es kann nicht die Aufgabe eines Referates sein, in eine Erläuterung der Weismannschen Theorien, die zu den bestfundiertesten zählen, einzutreten. Wenn jemand tiefer in das Studium der Deszendenztheorie eindringen und sich nicht bloß oberflächlich orientieren will, möge nach dem Weismannschen Buche greifen. Er wird sehen, daß der „Darwinismus" noch lange nicht abgetan ist. Pichler.

Aus der Natur, 9. Jahrg., 9. Heft:

Die Weismannschen „Vorträge" nehmen in der deszendenztheoretischen Literatur einen besonderen Platz ein. Nicht handelt es sich um eine Einführung in die Abstammungslehre im gewöhnlichen Sinne, in welcher die Argumente für und wider, sowie die verschiedenen Erklärungsversuche der Deszendenz zusammengestellt sind; sondern wir stehen hier vor einem Werke, in dem sich die Lebensarbeit eines unserer hervorragendsten deutschen Zoologen widerspiegelt. . . .

Mit erstaunlicher Elastizität des Geistes ist der Nestor deutscher Zoologie den zahllosen neuen Entdeckungen und Fragestellungen der Vererbungslehre gefolgt, und er zeigt, wie die von ihm entwickelte Vorstellung vom „Keimplasma" auch den neuen Ergebnissen der Forschung gegenüber beibehalten werden kann. Gerade die diesen Darlegungen gewidmeten Kapitel des Werkes weisen vielfältige Veränderungen und Erweiterungen gegenüber der vorangegangenen Auflage auf.

Bewundernswert ist aber weiterhin die außerordentliche Fülle des in dem Buche entfalteten Tatsachenmaterials. Auf zoologischem und botanischem Gebiete in gleicher Weise bewandert, gibt der Verfasser eine äußerst anziehende und vielseitige Schilderung und Deutung der hauptsächlichsten Anpassungserscheinungen des Tier- und Pflanzenreiches, so daß sein Werk auch als eine ausgezeichnete Einführung in die Biologie und Ökologie empfohlen werden muß. Sn.

Weitere Schriften von Prof. **August Weismann,** Freiburg i. Br.:

Aufsätze über Vererbung und verwandte biologische Fragen.
Mit 19 Abbildungen im Text. 1892. Preis: 12 Mark.

Inhalt: Über die Dauer des Lebens (1882) [1.50]. — Über die Vererbung (1883) [1.50]. — Über Leben und Tod (1884) [2.—]. — Die Kontinuität des Keimplasmas als Grundlage einer Theorie der Vererbung (1885) [2.50]. — Die Bedeutung der sexuellen Fortpflanzung für die Selektionstheorie (1886) [2.50]. — Über die Zahl der Richtungskörper und über ihre Bedeutung für die Vererbung (1887) [1.50]. — Vermeintliche botanische Beweise für eine Vererbung erworbener Eigenschaften (1888). — Über die Hypothese einer Vererbung von Verletzungen (1889) [1.20]. — Über den Rückschritt in der Natur (1889). — Gedanken über Musik bei Tieren und beim Menschen (1889). — Bemerkungen zu einigen Tagesproblemen (1890). — Amphimixis oder die Vermischung der Individuen (1891) [3.60]. **Die mit Preis versehenen Aufsätze sind einzeln käuflich.**

Das Keimplasma, eine Theorie der Vererbung.
Mit 24 Abbildungen im Text. 1892. Preis: 12 Mark.

Inhalt: Einleitung. a) Historischer Teil. b) Sachlicher Teil. — I. Materielle Grundlage der Vererbungserscheinungen. 1. Das Keimplasma. — II. Die Vererbung bei einelterlicher Fortpflanzung. 2. Die Regeneration. 3. Vermehrung durch Teilung. 4. Vermehrung durch Knospung. 5. Die idioplasmatische Grundlage des Generationswechsels. 6. Die Bildung von Keimzellen. 7. Zusammenfassung. — III. Die Vererbungserscheinungen bei geschlechtlicher Fortpflanzung. Einleitung: Wesen der sexuellen Fortpflanzung. 8. Veränderung des Keimplasmas durch Amphimixis. 9. Die Ontogenese unter der Leitung des amphimixotischen Keimplasmas. 10. Die Erscheinungen des Rückschlages, abgeleitet aus dem amphimixotischen Keimplasma. 11. Dimorphismus uud Polymorphismus. 12. Zweifelhafte Vererbungserscheinungen. — IV. Die Abänderung der Arten in ihrer idioplasmatischen Wurzel. 13. Die vermeintliche Vererbung erworbener Eigenschaften. 14. Variation. — Zusammenfassung von I—IV und Abschluß.

Die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen.
Zugleich ein Beitrag zur Kenntnis des Baues und der Lebenserscheinungen dieser Gruppe. Text und Atlas, mit 24 Tafeln und 24 Blatt Erklärungen. gr. 4°. 1883. Preis: 66 Mark.

Die Allmacht der Naturzüchtung.
Eine Erwiderung an Herbert Spencer. 1893. Preis: 2 Mark.

Äußere Einflüsse als Entwicklungsreize.
1894. Preis: 2 Mark.

Neue Gedanken zur Vererbungsfrage.
Eine Antwort an Herbert Spencer. 1895. Preis: 1 Mark 50 Pf.

Neue Versuche zum Saison-Dimorphismus der Schmetterlinge.
(Abdr. a. Zool. Jahrbücher. Abt. f. Syst., Bd. VIII.) 1885. Preis: 1 Mark 50 Pf.

Tatsachen und Auslegungen in Bezug auf Regeneration.
(Abdr. a. d. Anat. Anz. 1899, Bd. XV.) 1899. Preis: 60 Pf.

Über Germinal-Selektion,
eine Quelle bestimmt gerichteter Variation. 1896. Preis: 2 Mark.

Die Selektionstheorie.
Eine Untersuchung. Mit 1 farbigen Tafel und 3 Abbildungen im Text. 1909. Preis: 2 Mark.

Naturwissenschaftliche Rundschau, 23. Dezember 1909:

Im übrigen bietet die Schrift eine erneute, klare und übersichtliche Darstellung der vielerörterten . . . Weismannschen Lehren und sei allen denen lebhaft empfohlen, die über diese Anschauungen rasch und zuverlässig orientiert sein möchten. F. M.

Charles Darwin und sein Lebenswerk.
Festrede, gehalten zu Freiburg i. Br. am 12. Februar 1900. Preis: 75 Pf.

Buchdruckerei Ant. Kämpfe, Jena.

JENAISCHE ZEITSCHRIFT FÜR NATURWISSENSCHAFT

HERAUSGEGEBEN VON DER

MEDIZINISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN GESELLSCHAFT ZU JENA

EINUNDFÜNFZIGSTER BAND

NEUE FOLGE, VIERUNDVIERZIGSTER BAND

DRITTES HEFT

MIT 82 FIGUREN IM TEXT UND 4 TAFELN

Inhalt:

FRANK, EDUARD, JOSEPH, Beiträge zur Anatomie der Trochiden (Monodonta turbinata, Gibbula cineraria, Photinula taeniata). Mit Tafel 5 und 55 Figuren im Text.

HANKE, HERBERT, Ein Beitrag zur Kenntnis der Anatomie des äußeren und mittleren Ohres der Bartenwale. Mit Tafel 6—8 und 11 Figuren im Text.

HASE, ALBRECHT, Die Fische der Deutschen Grenzexpedition 1910 in das Kaiser-Wilhelms-Land, Neu Guinea. Mit 16 Figuren im Text.

MAURER, FRIEDRICH, Ernst Haeckel und die Biologie.

FÜRTHER, HUBERT, Nachtrag zu meinen „Beiträgen zur Kenntnis der Vogellymphknoten".

Sitzungsberichte der Medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft zu Jena. Sitzung vom 16. Januar 1914. — I. STÜBEL, H., Ultramikroskopische Studien über Thrombozyten mit Blutgerinnung. II. v. EGGELING, H., Über Femoralorgane bei Amphibien und Reptilien.

PREIS: 15 MARK



JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1914

Zusendungen an die Redaktion erbittet man durch die Verlagsbuchhandlung.
Ausgegeben am 25. Februar 1914.

Neue Veröffentlichungen.

Leitfaden für das embryologische Praktikum und Grundriß der Entwicklungslehre des Menschen und der Wirbeltiere.

Von

Prof. Dr. **Albert Oppel** in Halle a. S.

Mit 323 Abbildungen im Text in 484 Einzeldarstellungen. 1914. (VIII, 313 S. gr. 8°.)

Preis: 10 Mark, geb. 11 Mark.

Inhalt: Vorwort. — Erster Hauptteil: **Über die Betrachtungsweise des Materials im embryologischen Praktikum.** 1. Ziele und Wege des embryologischen Praktikums. 2. Embryologie und Entwicklungsmechanik. 3. Evolution, Epigenesis, Neoevolution, Neoepigenesis. 4. Entwicklung und Wachstum, Kausale Entwicklungsperioden. 5. Über einige die Entwicklung bewirkende Faktoren. 6. Das embryologische Material. 7. Embryologische Technik. 8. Einige entwicklungsmechanische Experimente. 9. Stoffeinteilung im embryologischen Praktikum. — Zweiter Hauptteil: **Die Anfänge der Entwicklung (Eier und Embryonen). Eihüllen.** 10. Eizelle und Samenzelle. 11. Eireifung und Befruchtung. 12. Furchung bis zur Bildung der Keimblase. 13. Die Bildung der Keimblätter. 14. Umbildung der Keimblätter zu Körperorganen und die Entstehung der Körperform. 15. Eihüllen, Eihäute und Placenta. — Dritter Hauptteil: **Beschreibung einiger Schnittserien.** 16. Einleitung und Übersicht. 17. Embryologischer Atlas mit beigefügter Erklärung. — Vierter Hauptteil: **Entwicklung der Gewebe, Organe, Systeme und Apparate.** 18. Gewebe und Organe des äußeren Keimblattes. 19. Gewebe und Organe des inneren Keimblattes. 20. Gewebe und Organe des mittleren Keimblattes. — Literaturverzeichnis. — Erläuterung zu einigen fremdsprachlichen Bezeichnungen. — Figurenregister. — Textregister.

Das Buch zeigt, wie heute im embryologischen Praktikum gearbeitet, geforscht, gelernt und gelehrt wird. Außerdem gibt es die gesamte beschreibende Entwicklungslehre der Wirbeltiere und des Menschen in Grundrißform wieder und leitet in die moderne Ursachenforschung (Entwicklungsmechanik) ein. In den Vordergrund des Interesses wird das Studium an den in Schnittreihen zerlegten Embryonen gestellt. Technische Vorschriften geben Anleitung zur Anfertigung solcher sog. Schnittserien, nach welchen der sorgfältig erklärte, gegen 100 Originalzeichnungen enthaltende, diesem Teile des Buches beigegebene embryologische Atlas gezeichnet wurde. Auch die übrigen Teile des Buches sind reich illustriert. Für Studierende und Ärzte zunächst geschrieben, ist das Buch durch sorgfältige Erläuterung fremdsprachlicher Bezeichnungen auch weiteren Kreisen von Freunden der Entwicklungslehre verständlich. Ausführliche Register erleichtern das Nachschlagen.

Über die Korrelationsmethode. Nach einem im naturwissenschaftlich-medizinischen Verein in Innsbruck am 26. November gehaltenen Vortrage. Von **Felix M. Exner**. Aus der naturwissenschaftlichen Wochenschrift abgedruckt und mit einem Anhang versehen. Mit 3 Abbildungen im Text. 1913. Preis: 1 Mark.

Die vorliegende Schrift bezweckt, Vertreter verschiedener Wissenschaften auf eine Methode aufmerksam zu machen, die, von englischen Gelehrten ausgearbeitet, in der heutigen englischen Literatur schon recht häufig, in der deutschen noch selten zu finden ist. Sie ist eine wertvolle Methode der Statistik und dient dazu, den vermuteten Zusammenhang zwischen irgendwelchen veränderlichen Dingen, die sich durch Zahlen ausdrücken lassen, in mathematischer Fassung darzustellen. Die Schrift wird daher für alle Mediziner und Naturwissenschaftler, aber auch für Forscher anderer Wissenszweige von Wichtigkeit sein.

Ernst Haeckel und die Biologie. Festrede zur Feier von Ernst Haeckels 80. Geburtstag (16. Februar 1914) in der Sitzung der medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft in Jena am 13. Februar 1914. Gehalten von Prof. Dr. med. **Friedrich Maurer**, Direktor der anatomischen Anstalt in Jena. 1914. Preis: 80 Pf.

Beiträge zur Anatomie der Trochiden
(Monodonta turbinata, Gibbula cineraria, Photinula taeniata).

Von

Eduard Joseph Frank, München-Gladbach.

Mit Tafel V und 55 Figuren im Text.

Vorbemerkung.

Bei der wichtigen systematischen Stellung, welche die Trochiden in der Stammreihe der Gastropoden einnehmen, ist es erklärlich, daß über diese Familie schon eine ziemlich umfangreiche Literatur vorhanden ist. Aber die älteren Arbeiten von HALLER, BOUVIER, PERRIER, BERNARD, PELSENEER, THIELE und AMAUDRUT, um nur einige der wichtigsten zu nennen, behandeln doch nur einzelne Organe. Die erste vollständige, wenn auch kurze anatomische Beschreibung gab 1898 PELSENEER (56) über die beiten Arten Trochus zizyphinus und Trochus (Gibbula) cineraria. Es folgten 1900 von ROBERT (61) eine Monographie von Monodonta turbinata und 1902 (70) eine ausführliche Arbeit über die Entwicklungsgeschichte zahlreicher Trochiden. RANDLES (73) lieferte 1904 eine Untersuchung der Anatomie von 10 Trochidenarten. Unter den erwähnten Veröffentlichungen ist ohne Zweifel die von RANDLES die vollständigste und zuverlässigste. Er läßt nur die Untergattungen Calliostoma und Gibbula der konchyologischen Bestimmungsbücher bestehen und rechnet die von mir untersuchten Arten Monodonta turbinata und Gibbula cineraria zur letzteren. Eine Ergänzung im Hinblick auf einige Organe bot 1907 die Arbeit von FLEURE und GETTINGS (81).

Die hier veröffentlichten Untersuchungen waren ursprünglich gedacht als Vorbereitung zu einer anatomischen Beschreibung einer Reihe von Trochiden, die Herr Professor PLATE auf seiner Reise in Südamerika gesammelt hatte. Aber bei der einleitenden Beschäftigung mit den beiden häufigen Arten der europäischen Küsten Monodonta turbinata (BORN) und Gibbula cineraria (LINNÉ) fand ich in der zugehörigen Literatur noch soviele Lücken und

MAR 13 1911

Streitfragen, daß aus ihrer Untersuchung eine selbständige Arbeit erwuchs, die ich durch Heranziehung der noch nicht näher beschriebenen kleinen feuerländischen Art Photinula taeniata (Wood) erweiterte. Ich bestimmte die mir zur Verfügung stehenden Exemplare nach Tryon (32) und behielt die von ihm gebrauchten Namen bei. Am Schlusse werde ich dartun, daß die Untergattung Photinula wegen vieler charakteristischer Merkmale von Calliostoma und Gibbula streng zu scheiden ist.

Um schon Bekanntes nicht zu wiederholen und die vorliegende Schrift nicht zu umfangreich werden zu lassen, habe ich mancherorts auf die früheren Veröffentlichungen, besonders die Untersuchungen von Robert (61) und Randles (73) verwiesen. Zur Klärung der phylogenetischen und systematischen Stellung der Gattung Trochus habe ich auch die nahe verwandten Formen Pleurotomaria, Fissurella, Incisura, Parmophorus, Haliotis und Turbo berücksichtigt.

Von den untersuchten drei Arten lag mir Photinula taeniata nur in wenigen Exemplaren vor; diese waren von Herrn Professor Plate aus Feuerland mitgebracht, in Alkohol fixiert und konserviert worden und daher für histologische Zwecke weniger brauchbar. Das Material von Gibbula cineraria haben mir aus Bergen und Helgoland verschafft die Assistenten am Zoologischen Institut zu Jena Herr Privatdozent Dr. Hase und Herr Dr. Marcus (jetzt Hamburg); es war in Sublimat fixiert und in 80prozentigem Alkohol konserviert worden. Die Exemplare von Monodonta turbinata hat Herr Professor Plate in Rovigno gesammelt, in Sublimat und Seewasser fixiert und in 80prozentigem Alkohol konserviert.

Diesen genannten drei Herren danke ich für die gütige Besorgung des Materials, Herrn Dr. Hase auch für seine sonst stets bereitwillige Hilfe in Rat und Tat. Insbesondere bin ich aber meinem verehrten Lehrer Herrn Professor Dr. Plate zu Jena Dank schuldig für die Anregung zu dieser Arbeit und die Unterstützung, die er mir dabei angedeihen ließ.

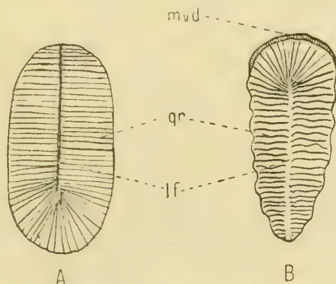
Die Untersuchung der einzelnen Organe geschah sowohl makroskopisch als auch mikroskopisch. Neben Totalpräparaten stellte ich nach der Einbettung in Paraffin vollständige Schnittreihen in Längs- und Querrichtung durch die ganzen Tiere wie auch die einzelnen Organe her. Zur Färbung der Schnitte benutzte ich entweder Hämatoxylin allein oder mit Nachfärbung im van Gieson-Gemisch (Säurefuchsin + Pikrinsäure), dann Borax-

karmin-Indigkarmin nach den Angaben von Rawitz und schließlich die Dreifachfärbung Boraxkarmin — Bismarckbraun — Bleu de Lyon. Mit letzterer erzielte ich bei richtiger Ausführung gute Bilder und stets sichere Reaktionen auf Schleim.

Sämtliche mikroskopische Abbildungen sind mit dem Zeichenapparat von Zeiß gemacht. Die Vergrößerungsangaben verstehen sich stets auf Zeissmikroskope.

I. Lebensweise, Verbreitung und äußere Körperform.

Lebensweise. Die Trochiden sind ausschließlich Meeresbewohner; sie leben wie Patella und Littorina in der Gezeitenzone an der Küste, ziehen felsige Gestade vor und kriechen in der Region der Grünalgen auf steinigem Boden umher. Sie bevorzugen eine Tiefe von 1—50 Faden, finden sich aber noch bis 200 Faden Tiefe hinab. Ihre Lebensweise kann bei manchen Arten sogar amphibisch sein, denn sie kriechen „wochenlang an den Steinen der Strandzone umher, allwo sie nur bei bewegtem Meer vom Wasser bespritzt werden“ (Spillmann 1905, s. Literaturverzeichnis Nr. 76, p. 548). Von Trochus turritus und Trochus niloticus erzählt Johnston (2), daß sie außer Wasser erst nach einigen Tagen sterben.



Textfig. 1. Fußsohle mit Mittelrinne und Querfurchen. A Mondonta turbinata, 2:1; B Photinula taeniata, 3:1.

Die Fortbewegung geschieht bei den Trochiden durch Gleiten mit der Sohle auf einer Unterlage. Durch eine Längsfurche (Textfig. 1 *lf*) von geringerer oder größerer Tiefe ist die Fußsohle in zwei Hälften geteilt. Von dieser gehen zahlreiche Querrillen (*qr*) ab, die beiderseits abwechseln. Nach Robert und Remarques (82) gleiten nun bei der Bewegung in beiden Sohlenhälften abwechselnd Wellen in der Regel von hinten nach vorne. Macht das Tier nun eine Drehung, so laufen oft die Wellen in der einen Hälfte nach vorne, in der anderen nach hinten, und zwar auf der Seite von vorne nach hinten, wo die Krümmung des Körpers geschieht. Dabei werden die Wellen

zusammengezogen. Diese Zusammenziehung soll durch Änderung des Blutzuflusses geschehen. Die Trochiden haben auch die Fähigkeit, mit der Sohle am Wasserspiegel zu hängen und zu gleiten, wobei Schale und Körper natürlich nach unten zu liegen.

Die Trochiden sind getrenntgeschlechtlich, eine Begattung findet nicht statt, sondern Samen und Eier werden unmittelbar in das Meerwasser entleert. Die Entwicklungsgeschichte zahlreicher Arten hat ROBERT (70) gründlich untersucht. Die Entwicklung ist in wenigen Tagen vollendet. Die Larve ist eine aus einer Trochophora hervorgegangene Veligerlarve mit Molluskencharakter und besitzt nur einen Wimperkranz.

Die Nahrung besteht nach dem von mir untersuchten Darminhalt in der Hauptsache aus Meeresalgen und Diatomeen, aber auch aus kleinen Tieren.

Verbreitung. Die mehr als 200 Arten zählende Gattung Trochus findet sich verbreitet in fast allen tropischen und gemäßigten Meeren. Monodonta turbinata ist ein Bewohner des Mittelmeeres, Gibbula cineraria der Nordsee, Photinula taeniata lebt an der Südspitze Amerikas. Schon in der Trias und im Jura kommen echte Trochiden vor, verwandte Gattungen kennen wir aber schon aus dem Silur, Devon und Kohlenkalk. Die Untergattung Gibbula trifft man fossil im Jura an; Monodonta ist uns fossil aus dem Tertiär bekannt, vielleicht geht sie aber bis in die Trias zurück.

Schale. Der Weichkörper der Trochiden ist von einer schützenden, ziemlich dicken Schale aus kohlensaurem Kalk umgeben. Die Schale hat mehrere um eine Spindel aufgerollte Windungen, die nach oben enger werden und schließlich in der Spitze endigen. An der Unterseite der Schale befindet sich die Schalenöffnung, durch die sich das Tier zurückziehen kann. Verschlossen wird die Schalenmündung durch ein horniges, gelbes bis braunes Operkulum.

Bei G. c. (Taf. V, Fig. 1*c*) zeigt die Schale 5 Windungen. Jedoch muß ich hier bemerken, daß unter dem mir zur Verfügung stehenden Material nur eine einzige ganze Schale war, alle anderen waren zum Zwecke der Konservierung aufgebrochen. Den Schalendurchmesser bestimmte ich auf 12—15 mm, die Höhe auf 11—13 mm. Die einzelnen Windungen sind durch Nähte deutlich getrennt. Der Nabel erscheint ziemlich tief und die Spitze fein durchlöchert. Bricht man die Schale auf, so erkennt man.

daß die Kolumella innen hohl ist; es entsteht so ein feiner Kanal vom Nabel bis zur Spitze. Auf den Windungen laufen parallel zu den Nähten feine Rillen. Von Naht zu Naht ziehen schräg über die Windungen, die Rillen kreuzend, schöne dunkel- bis hellbraune Streifen, die sich auf der Unterseite bis zum Nabel fortsetzen, jedoch den Mund freilassen (Taf. V, Fig. 1 *c*). Die ungefähr viereckige Mundöffnung ist glatt und unbezahnt und zeigt grünlichen Perlmutterglanz, der sich in das Innere der Windungen fortsetzt.

Die weit derbere Schale von M. t. (Taf. V, Fig. 1 *a* u. *b*) besitzt bei meinen Exemplaren einen Durchmesser von 19—22 mm, eine Höhe von 21—24 mm. Die Zahl der Windungen ist 6½; diese sind schärfer voneinander abgehoben als bei G. c. Der Nabel fehlt, die Spitze ist nicht durchbohrt. Die Windungen sind parallel zur Naht gerillt. Die Grundfarbe der Schale ist hellbraun bis weiß. Auf der Außenseite sieht man regelmäßig verteilt kastanienbraune, tiefrote oder schwärzliche Flecken, die ihr das Aussehen eines Schachbrettes verleihen (s. 61, Fig. 493). Diese Flecken liegen stets auf den Wällen zwischen zwei Rillen und sind auf der untersten und breitesten Windung am größten, auf der Schalenunterseite werden sie kleiner und hören kurz vor dem Munde auf. Dieser ist ebenfalls viereckig und durch schönen Perlmutterglanz ausgezeichnet.

Von Ph. t. standen mir leider nur eine unversehrte Schale und wenige Bruchstücke zur Verfügung. Strebel (77, p. 135—137) liefert von der Schalenform eine eingehende Beschreibung. Die Schale (Taf. V, Fig. 1 *d*) hat eine Höhe von 9 mm, eine Breite von 9—10 mm. Die Anzahl der Windungen bestimmte ich auf 5½. Strebel hat größere Formen gehabt und spricht von fast 7 Windungen bei erwachsenen Tieren. Die Schale ist sehr dünn, hat eine große, ziemlich hohe Mundöffnung. Der Nabel fehlt, die Spitze ist undurchlöchert. Die Windungen sind scharf voneinander abgesetzt und werden oben bedeutend enger, sodaß die Schale spitzer zuläuft als bei den beiden anderen Formen. Unter der Lupe sieht man feine Riefen, die quer über die Windungen von Naht zu Naht ziehen. Die Schale ist außen glänzend weiß und in der Richtung der Windungen rot gestreift. Diese roten Streifen sieht man bald vereinzelt, bald verdoppelt oder sogar vervielfacht; in der Mundöffnung schimmern sie durch die dünne Schale durch. Die Spindel ist auf der Außenseite weiß, nach dem Munde zu perlmutterartig.

Äußere Körperform. Der aus der Schale gelöste Weichkörper zeigt die Eingeweide am hinteren Ende in mehrere Windungen rechts aufgerollt. Bei Ph. t. ist er ganz weiß, ohne eine äußerliche Spur von Pigmentierung, bei M. t. grau bis grünlich mit stellenweise starker Pigmentierung, ebenso bei G. c.

Am Vorderende des Körpers liegt der Kopf, auf dessen Unterseite der Mund auf einer kurzen Schnauze. Über dieser findet man jederseits einen Kopflappen, der bei Ph. t. fehlt; diesem folgen nach außen ein Fühler und weiterhin der Augenstiel. Unter der Schnauze setzt sich der Kopf nach unten fort in den Fuß. Dieser ist ein muskulöses, kräftiges Stützorgan des ganzen Körpers und dient der Fortbewegung. Auf seiner Unterseite ist er abgeflacht zu einer Sohle; diese ist bei M. t. grau, bei G. c. weißgrau und bei Ph. t. weiß.

Die Seite des Fußes ist reich an Papillen; bei M. t. ist sie abwechselnd hellbraun und schwarz gefärbt und hat daher dasselbe Aussehen wie die Schalenoberfläche, bei G. c. ist sie schwarz. Der Rücken des Fußes trägt auf einer Operkularscheibe das Operkulum und läuft nach hinten spitz zu. Als Abschluß nach oben umzieht das Epipodium (Textfig. 3 und 6 *epp*), eine Hautfalte, die am Augenstiel beginnt, den ganzen Fuß. An diesem Epipodium sitzen mehrere Seitentaster.

Über der Operkularscheibe nach vorne zu liegt auf der rechten Seite des Tieres unter dem Beginn der ersten Eingeweidewindung der Kolumellar- oder Spindelmuskel. Seine Fasern setzen sich nach hinten in den Operkularmuskel fort.

Als Schutzdach liegt über dem Rücken, den Körper gegen die Schale gleichsam abschießend, der Mantel. Er ist eine Hautfalte, die seitwärts und hinten an den Körper angewachsen ist und vorne frei und unverwachsen mit dem Rücken bleibt. So entsteht die Mantelhöhle, die sich nach hinten bis zum Perikard erstreckt. In die Mantelhöhle münden etwas rechts von der Mittellinie am Dache der Mastdarm, links davon die linke Niere und rechts vom Mastdarm die rechte Niere (Textfig. 16). Auf der linken Seite liegt darin die eine Kieme und am Dache jederseits die Hypobranchialdrüse. (Textfig. 16, 13 und 19 *hyp*). Die Oberfläche des Mantels ist weiß, vorne am Rande findet man bei M. t. und G. c, in gewissen Abständen schwarze Flecken, die nach den Seiten zu hinten aufhören. Der Mantelrand ist verdickt und besitzt als feinen Einschnitt eine Mantelfurche oder -rinne (Taf. V, Fig. 3 *maf*). Durch den Mantel sieht man durch-

schimmern die rechte und linke Niere, rechts den Mastdarm und links die Kieme. Am hinteren Ende wird die Mantelhöhle vom Perikard begrenzt. Hinter diesem erscheint als grünlicher Streifen das hintere Stück der rechten Niere (Textfig. 24 *hrn*). In den Windungen der Eingeweide sieht man als braunes Gebilde die Mitteldarmdrüse und hineingebettet den Magen. Den oberen Teil der Windungen nimmt die Geschlechtsdrüse ein.

II. Schale und Hautgebilde.

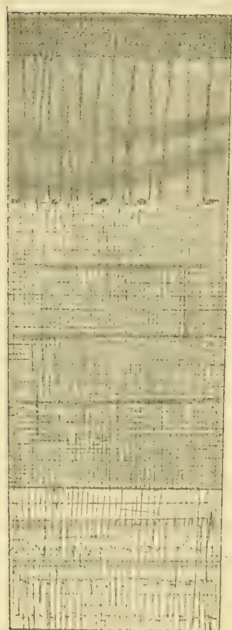
a) Der Bau der Schale.

Allgemein bestehen die Schalen der Schnecken nach THIELE (45) und BIEDERMANN (62) aus drei Schichten: außen liegt das Periostracum, in der Mitte das Ostracum und innen das Hypostracum. Nach Entstehung und Wachstum sollen Ostracum und Hypostracum ganz verschieden sein. Sowohl Ostracum als Hypostracum können fehlen. — Das Hypostracum der Trochiden beginnt nicht etwa an der Schalenmündung, sondern etwas weiter nach innen; es ist ziemlich dick und in den obersten Windungen am stärksten entwickelt. Noch immer sind wir sehr im unklaren über Entstehung und Wachstum der Schale. Nach BIEDERMANN ist die Schale aus Sekreten gebildet, die von den Epithelzellen des Mantels stammen. Jeder in Bau und Beschaffenheit verschiedenen Schalenschicht soll eine bestimmte Zellage des Mantels entsprechen. Strittig ist noch, ob die Schale durch Intussuszeption oder Apposition wächst, nur das wissen wir, daß der Überzug der Kalkschale, das Periostracum, ein echtes Kutikulargebilde ist.

Mit THIELE unterscheidet ROBERT (61) bei M. t. ein Ostracum, bestehend aus einer pigmentierten Porzellanschicht und einer mittleren lamellösen Perlmutterschicht, und ein Hypostracum. Zur Untersuchung stellte ich Dünnschliffe durch die Schalen her. Leider war mein Material bei Ph. t. so gering, daß ich mich mit sehr unvollkommenen Schliffen begnügen mußte.

Gibbula cineraria. In unserer Abbildung (Textfig. 2) sehen wir vier deutlich unterscheidbare Schichten. Beim Schleifen hat sich das Periostracum *(pero)* losgelöst. Im Ostracum erblicken wir zu äußerst *(ost$_1$)* mehrere dunkle, braundurchscheinende Streifen; an verschiedenen Stellen des Schliffes fand ich sie abgeblättert. Jeder Streifen ist gebildet aus feinen Bälkchen, so-

daß man bei stärkerer Vergrößerung fast den Eindruck von Zellschichten hat. Es folgt nach innen nun eine etwas heller braungefärbte Schicht von größerer Dicke *(ost₂)*, in ihr erkennt man mehrere dunkelbraune Farbbänder. Sie ist aufgebaut aus Prismenstäbchen, die senkrecht zur Schalenoberfläche stehen, und entspricht der Porzellanschicht Thieles. An der inneren Grenze dieser Schicht sah ich eine Reihe von dunkelbraunen Pigmentflecken *(pigf)*, die wohl neben den Farbbändern und der braunen Farbe der beiden äußeren Ostracumschichten, in denen ich aber keine Pigmentkörner erkennen konnte, der Schale ihr buntes Gepräge verleihen. Der Übergang der Stäbchen in die folgende Schicht ist oft unmittelbar, sodaß eine scharfe Grenze nur durch die verschiedene Färbung und Struktur der aufbauenden Bestandteile zu erkennen ist. Im Querschliff erscheint diese dritte Schicht *(ost₃)* glasig hell und bedeutend breiter; sie hat Quer- und Längsstreifung und ist die lamellöse Perlmutterschicht Thieles. In ihr erkennt man an vielen Stellen mehrere aufeinanderfolgende Bänder. Die zu innerst liegende noch heller durchscheinende Schicht, das Hypostracum (*ho*) ist aufgebaut aus senkrecht zur Oberfläche stehenden Stäbchen, daneben sieht man noch feinere zu ihnen senkrecht verlaufende Streifen. Im Hypostracum sah ich farbige Bänder, meist gelb, die wohl den schönen Perlmutterglanz des Schaleninnern hervorrufen. Stellenweise laufen längs dieser Bänder bläschenartige Einschlüsse von dunkler Farbe. — Unter dem Polarisationsmikroskop erwiesen sich die beiden äußeren Ostracumschichten nicht doppelbrechend, von den beiden hellen innern dagegen die Perlmutterschicht schwach, das Hypostracum stark doppelbrechend.



Textfig. 2. Gibbula cineraria: Dünnschliff durch die Schale. Kombiniert. Periostracum angedeutet. Obj. A, Ok. 2, Tub. = 160 mm.

Monodonta turbinata. Der Querschliff durch die dicke Schale dieser Form enthält nur zwei Schichten. Da er ganz nahe am

Schalenmunde geführt worden ist, fehlt die innerste Schicht, das Hypostracum, das Periostracum ist abgeblättert. Die Außenschicht erweist sich als sehr dunkel gefärbt und ist die Porzellanschicht. Ihre Oberfläche zeigt Erhebungen und Einsenkungen, herrührend von den erwähnten Rillen der Schale. Durchzogen ist diese Porzellanschicht von dunkelbraunen und dunkelgrünen Bändern, die ungefähr die Skulptur der Oberfläche mitmachen und der Schale ihre schöne Farbe und Felderung verleihen. Im Schliff erscheinen die Einsenkungen weit heller als die Erhebungen. Gebildet ist diese Schicht aus senkrecht zur Oberfläche stehenden Stäbchen, wie bei G. c. Sie ist nicht doppelbrechend. Die nach innen folgende lamellöse Perlmutterschicht zeigt wieder zueinander senkrecht stehende Quer- und Längsstreifung, ist glashell und doppelbrechend.

Photinula taeniata. Die mangelhaften Schliffe besitzen drei Schichten. Die äußerste, die Porzellanschicht des Ostracums, ist aus senkrecht zur Oberfläche stehenden Stäbchen aufgebaut, wieder bräunlich durchschimmernd und nicht doppelbrechend. Die mittlere lamellöse Perlmutterschicht hat Quer- und Längsstreifung, ist glashell und schwach doppelbrechend. Die innere Schicht endlich, das Hypostracum, hat den bei G. c. schon erwähnten Bau aus feinen Bälkchen und ist stark doppelbrechend.

b) Das äußere Körperepithel.

Die Haut der Trochiden besteht überall aus einem einschichtigen Epithel von verschiedener Höhe, das nach außen abgegrenzt ist durch einen kutikularen Saum. Unterbrochen ist dieses Epithel an allen Stellen, die nicht dauernd von der Schale bedeckt sind, von Drüsenzellen. Diese Drüsenzellen sind nach Thiele (53) stets von Stützzellen umgeben, in deren Fachwerk sie stecken; entweder sind sie von gleicher Länge wie die Stützzellen oder senken sich noch tiefer in das unterliegende Gewebe ein. Drüsenzellen allein gibt es nicht. Thiele unterscheidet nun muköse und visköse Drüsen der Haut; die mukösen sollen durch ihr Sekret das Epithel vor Schädigungen durch Reibung schützen und die Kutikula ersetzen, die viskösen aber zähen, erstarrenden Schleim erzeugen. Wie weit diese Einteilung berechtigt ist, lasse ich dahingestellt. Ich selber muß unterscheiden bei den untersuchten drei Formen: Echte Schleimdrüsen (Thieles muköse Drüsenzellen) mit basalen Kernen und

schaumigem Inhalt, der sich mit Hämatoxylin blau, mit Bismarckbraun dunkelbraun färbt, und Drüsenzellen mit körnigem Inhalt, der sich im van Gieson-Gemisch gelb, in Bleu de Lyon oder in Indigkarmin blau färbt, mit Bismarckbraun aber niemals die für Schleim charakteristische Braunfärbung ergibt. Somit dürfen wir wohl kaum annehmen, daß die zweite Drüsenzellenart in echte Schleimdrüsen übergehen kann.

Als dritten Bestandteil neben Epithel und Drüsenzellen hat die Haut noch Sinneszellen, die an bestimmten Stellen stärker angesammelt sind. Weit verbreitet in der Haut ist das Pigment, es fehlt nur merkwürdigerweise bei Ph. t., wo ja schon äußerlich keine Färbung der Hautdecke zu erkennen ist.

c) Der Kopf und seine Anhänge.

Der bei den untersuchten drei Formen fast übereinstimmend gebaute Kopf geht nach unten in die kurze Schnauze über, diese ist schon äußerlich bei M. t. und G. c. schwarz pigmentiert, und das Epithel erscheint unter dem Mikroskop sehr dunkel durch die Einlagerung von Pigmentkörnern. Die Umgebung des auf der Unterseite gelegenen Mundes ist dagegen weiß. Ein unterscheidendes Merkmal für Ph. t. sind die in der Umgebung des Mundes stehenden zahlreichen Sinnespapillen. Diese sind schon von Flemming (14) an den Fühlern von G. c. beschrieben worden; unter den Sinnesorganen gehe ich noch näher darauf ein. Die Oberseite des Kopfes ist (Ph. t. ausgenommen) schwarz, bei M. t. setzt sich diese schwarze Farbe über den Rücken des Tieres bis weit in die Mantelhöhle hinein fort, bei G. c. ist sie nur auf die Oberseite des Kopfes beschränkt. Häufig ist das Flimmerepithel des Kopfes unterbrochen von mehr oder minder gefüllten Becherzellen.

Der Kopflappen jederseits ist in der Mitte mit dem Kopf verwachsen, beiderseits über den Fühlern frei und gefranst. Robert (61) vergleicht ihn mit einem Hahnenkamm. Ich verweise hier auf die Abbildungen 5, 6 und 7 bei Randles (73) und 494 bei Robert (61). Die Farbe des Kopflappens ist bei M. t. weiß, bei G. c. dunkelgrau. Ph. t. unterscheidet sich durch das vollständige Fehlen der beiden Kopflappen, wie dies Randles (73, p. 37) teilweise auch für die Untergattung Calliostoma angibt.

Die ziemlich langen Kopffühler sind grau und bei M. t. und G. c. von schwarzen Pigmentstreifen umzogen, bei Ph. t.

aber weiß und nicht pigmentiert. Sie setzen etwas unterhalb des Augenstieles zwischen diesem und dem Kopflappen jederseits an und besitzen zahlreiche Zotten oder Sinnespapillen. Nach den Untersuchungen von Robert (70 Pl. XVIII, Fig. 83) sind die Fühler bei M. t. während des Larvenstadiums verzweigt.

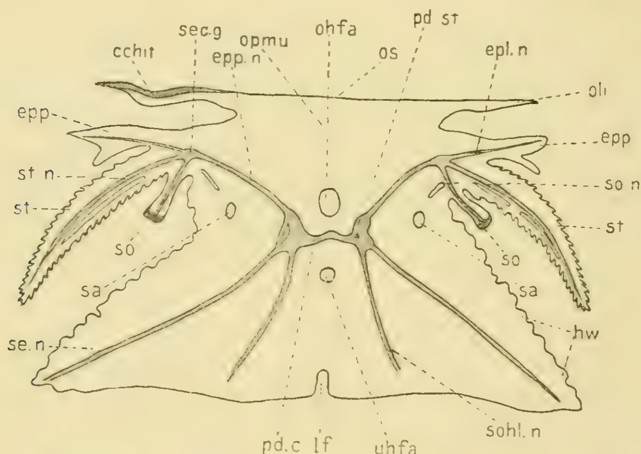
Der Augenstiel trägt an der Spitze das Auge, er entspringt seitlich vom Kopflappen und ist bei M. t. und G. c. pigmentiert. Im Querschnitt erscheint er flachgedrückt und zeigt zwei seitliche Vorsprünge. Unter dem rechten Augenstiel fand ich bei M. t. und G. c. einen kleinen Fortsatz, der bei Ph. t. fehlt, ebenso wie bei Tr. zizyphinus und Tr. granulatus. Schon Pelseneer (56, p. 46—47) erwähnt ihn und Randles (73, Fig. 5) bildet ihn von Tr. umbilicatus ab. Bourne (87 p. 4) beschreibt bei Incisura Lytteltonensis jederseits einen solchen „sub-ocular tentacle“ in beiden Geschlechtern, der allerdings beim Männchen rechts etwas stärker ist. Mit Randles und Pelseneer muß ich es ablehnen, dieses Gebilde für einen Penis zu halten, denn es findet sich bei Männchen wie Weibchen, und außerdem gibt es bei Trochiden keine Begattung. Nach der Auffassung von Boutan (22) bei Fissurella und Robert (70) bei M. t. handelt es sich um ein Sinnesorgan, weil es dieselbe Entwicklung wie die Seitenorgane hat. Dagegen spricht aber, daß ich auf Schnitten vergeblich nach einem den Fortsatz versorgenden Nerven gesucht und am Epithel auch keine Sinneszellen gefunden habe. Am ehesten kann man ihn mit Randles für einen unsymmetrischen Epipodiallobus halten. Das Epithel des Fortsatzes erwies sich einfach zylindrisch und nur von wenigen Becherzellen unterbrochen.

d) Der Fuß.

Fußsohle. Die sohlige Unterseite des Fußes ist ungefähr eine länglichovale Fläche, deren Länge etwa das Doppelte der Breite ausmacht. Bei Ph. t. ist sie vorne abgestumpft, hinten läuft sie spitz zu (Textfig. 1 *B*). Ihrer Länge nach ist sie durchzogen in der Mitte von einer Furche; diese beginnt bei M. t. und G. c. als tiefe Rinne am Vorderende, hört bei M. t. nach drei Viertel der Sohlenlänge auf, zieht aber bei G. c. ganz durch. Im Querschnitt erscheint sie als tiefe Einbuchtung (Textfig. 3 u. 6 *lf*). Ph. t. zeigt nur eine seichte Sohlenfurche, die erst nach dem ersten Viertel des Fußes beginnt und hinten mit der Fußsohle

endigt (Textfig. 1 *Blf*). Von dieser Fußrinne strahlen bei allen drei Formen Querrillen (*qr*) bis zum Seitenrande aus, die im Längsschnitt der Sohle ein sehr unebenes Aussehen geben.

Die Fußsohle ist überzogen von abwechselnd stehenden Epithel- und Becherzellen, wie CARRIÈRE (11) richtig angibt. Das Fußsohlenepithel besteht bei allen drei Formen aus hohen Zylinderzellen mit langen Kernen. Überzogen ist es von einer kräftigen schützenden Kutikula und einem dichten Flimmerkleid. Die ganze Fußsohle ist reich an Drüsenzellen; ihr schaumiger Inhalt färbt sich mit Hämatoxylin blau, mit Bismarckbraun schön braun, wir haben also echte Schleimzellen vor uns. In dichten Lagen sind diese Drüsenzellen eingebettet unter dem Epithel in das Binde-

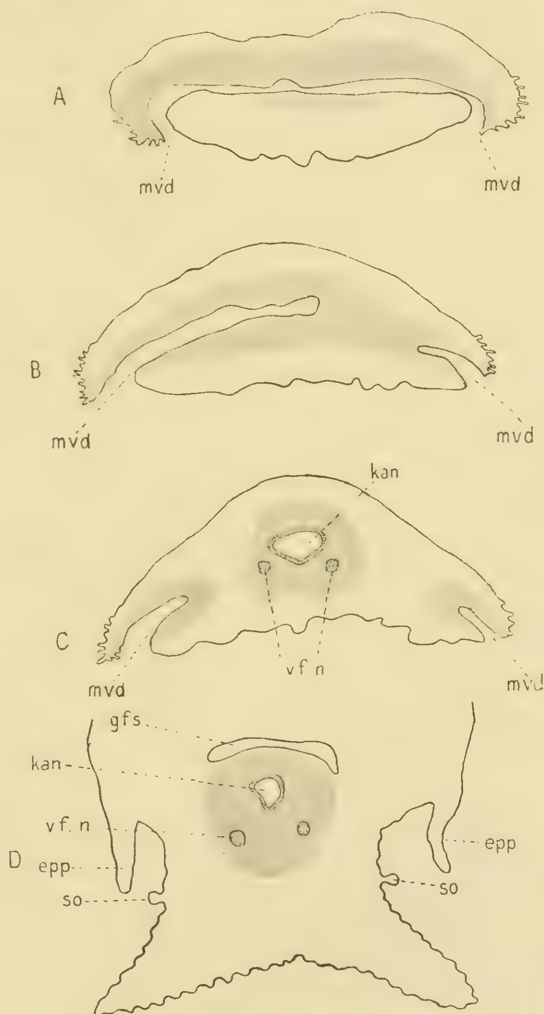


Textfig. 3. Gibbula cineraria: Querschnitt durch den Fuß unter der Operkularscheibe. Aus mehreren Schnitten kombiniert, und etwas schematisiert. Obj. a_2, Ok. 4.

gewebe und die Muskulatur. Ihre Schläuche münden zwischen den Epithelzellen. So entsteht hier eine „diffuse Sohlendrüse". Die Ansammlung dieser einzelligen Schleimdrüsen ist bei M. t. und G. c. im Vorderfuß am größten, nach hinten zu nimmt sie ab, verstärkt sich aber wieder am Hinterende des Fußes.

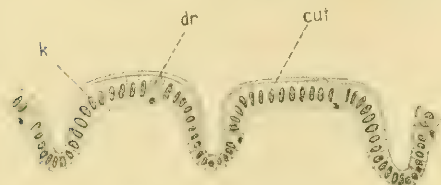
Fußdrüse. Ph. t. unterscheidet sich von den beiden andern Arten ebenso wie die Untergattung Calliostoma durch den Besitz einer vorderen Fußdrüse. Diese mündet vorne als breiter Querschlitz (Textfig. 1 u. 4 *mvd*), der sich nach hinten in einen Kanal (*kan*) ins Fußinnere verjüngt. Der Schlitz trennt den Vorderfuß in einen oberen und unteren Lappen (Textfig. 4 *A*) und befindet sich

genau an der Fußspitze. Randles (69, Fig. 6) bildet eine ähnliche Fußdrüse bei Tr. granulatus, Houssay (15, Pl. XIV, Fig. 2) bei Trivia europaea schon früher ab. Der Kanal der Drüse setzt sich nach hinten fort bis zum Pleuropedalganglion, genau wie dies Bourne (82, p. 29—30) für Incisura Lytteltonensis beschreibt, und ist jederseits unten begleitet vom vorderen Fußnerven (Textfigur 4 *C* u. *D vf. n*). Das Epithel dieses Kanales ist hochzylindrisch, hat lange Kerne und trägt allem Anschein nach Flimmer. Dasselbe hochzylindrische Epithel findet sich auch an der Drüsenmündung. Um den Ausführgang liegen in dichten Massen die einzelligen, schlauchförmigen Drüsen, deren schaumiger Inhalt mit Hämatoxylin blau gefärbt ist. Den Schleim fand ich in dichten Massen in den Ausführgang entleert. An der Mündung sind zahlreiche Sinnespapillen sichtbar, die bei Ph. t. sich überhaupt verbreitet finden über den ganzen Vorderfuß.



Textfig. 4. Photinula taeniata: Querschnitt durch den Vorderabschnitt des Fußes zur Darstellung der Fußdrüse (dunkles Feld in der Zeichnung). A Querschlitz der Mündung. B Schlitz nur mehr seitwärts offen. C Kanal der Fußdrüse. D Hinterer Abschnitt der Fußdrüse unter dem Fußsinus. Obj. a_2, Ok. 2, Tub. = 160 mm.

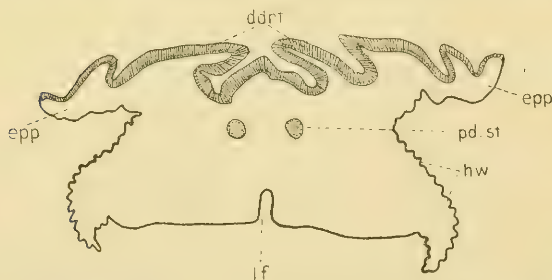
Fußseite. Die Seitenwand des Fußes ist übersät mit kleinen Hautwarzen (Textfig. 5, 3 u. 6 *hw*). Ähnliche Gebilde beschreibt und bildet Fleure (72, Taf. X, Fig. 8) ab bei Haliotis tuberculata. Das Epithel dieser Hautwarzen ist oben auf den Höckern hochzylindrisch, hat lange Kerne und eine Kutikula (Textfig. 5 *cut*), am Fuße zwischen den Erhebungen ist es weit niedriger und bei M. t. und G. c. reich an Pigmenteinlagerungen, die außen die erwähnten schwarzen Flecken und Streifen hervorrufen durch ihre Vereinigung. Schleimzellen (*dr*) sind häufig.



Textfig. 5. Gibbula cineraria: Querschnitt durch zwei Warzen der Fußseite mit pigmentiertem Epithel in den Vertiefungen. Obj. D, Ok. 2, Tub. = 160 mm.

An den Seitenflächen des Fußes, die frei sind von den Hautwarzen, ist das Epithel zylindrisch, hat deutliche ovale Kerne und eine ziemlich dicke Kutikula. Das Plasma der Zellen wird nach der Kutikula zu dichter und dunkler. Unterbrochen ist das Epithel von schleimerfüllten, schönen Becherzellen (*dr*).

Fußrücken. Der Fußrücken läuft nach hinten spitz zu und hat ungefähr die Form eines gleichschenkligen Dreiecks. Bei G. c. ist seine Fläche graugrün. Randles berichtet (73, p. 40—41) von einer deutlichen Mittelfurche bei derselben Art, die vom Operkulum bis zum Hinterende des Fußes zieht. Diese Furche erscheint jedoch bei meinen Formen erst am Hinterende des Fußes ausgeprägt. Beiderseits liegen Querfurchen, die in der Mitte des Fußrückens zusammentreffen und dadurch die Gestalt eines mehr oder minder nach hinten geöffneten V erhalten. Bei näherer mikroskopischer Untersuchung an Querschnitten (Textfig. 6 *ddrf*) erscheint der Fußrücken als eine starke Drüsenfläche, wie sie Woodward (65, p. 219) bei Pleurotomaria Beyrichii und Wegmann



Textfig. 6. Gibbula cineraria: Querschnitt durch den Fuß hinter der Operkularscheibe mit der dorsalen Fußdrüse. Obj. a_2, Ok. 4.

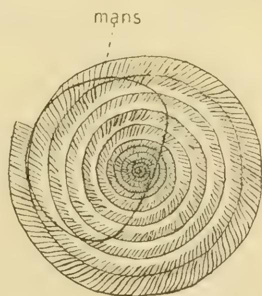
(17, p. 335—336) bei Haliotis auch beschrieben haben. Die Drüsenzellen sind echte Schleimdrüsen und seitwärts von Stützzellen eingerahmt, deren Inhalt dunkelkörnig ist. Der Stützzellenkern liegt entweder in der Zellmitte oder am oberen Ende. Überzogen wird das Drüsenfeld von einer deutlichen Kutikula. Die Bedeutung dieser Schleimdrüse ist unbekannt, vielleicht dient sie zum Feuchthalten außer Wasser.

Weit weniger deutlich ist das Drüsenfeld des Rückens bei M. t. Wie bei G. c. sind Querfurchen vorhanden, eine Mittelfurche ist aber kaum ausgeprägt. Bei mikroskopischer Untersuchung erweisen sich die Drüsenzellen weniger dicht und schwächer gefärbt. Sonst sind sie aber wie bei G. c. Nach den Seiten des Fußes zu gehen die Schleimzellen in hohes Zylinderepithel mit chromatinreichen Kernen über.

Der Fußrücken von Ph. t. ist ziemlich lang nach hinten gestreckt und läuft ganz spitz zu. Die Fläche hinter dem Operkulum erscheint dem Auge ganz glatt und erst bei starker Lupenvergrößerung entdeckt man auf ihr feine Querrillen. Eine Längsfurche ist nicht vorhanden. Von einem Drüsenfeld kann hier nicht die Rede sein, da das kurzzylindrische Epithel arm an Schleimzellen ist.

e) Das Operkulum.

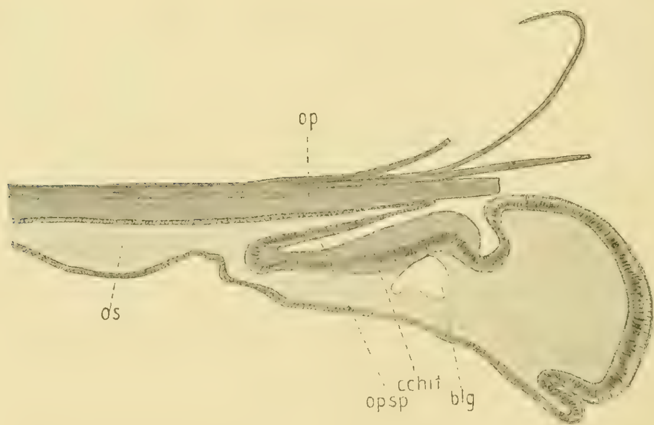
Vor der Drüsenfläche liegt auf der Rückenseite des Fußes als eine hornige runde Scheibe das Operkulum. HOUSSAY (16, p. 196—199) hat das Operkulum von G. c. untersucht. Auch hier sei diese Form vor allen betrachtet. Als Unterlage dient der Operkularmuskel, eine Fortsetzung des Spindelmuskels. Die Ansatzstelle dieses Operkularmuskels an die Scheibe soll nach HOUSSAY bei G. c. rund sein, in Wirklichkeit ist sie aber bohnenförmig (Textfig. 7 *mans*) bei allen drei Arten und nimmt nur die vordere Scheibenfläche bis zum Kern ein. Nach hinten geht der Operkularmuskel über in eine Zunge, die den hinteren Teil des Operkulums trägt und es von der Drüsenfläche des Fußrückens abhebt. Das Haftepithel auf der Oberfläche des Operkularmuskels ist niedrig und besitzt runde Kerne. Seitwärts



Textfig. 7. Monodonta turbinata: Operkulum mit Muskelansatz von der Unterseite. 6 : 1.

setzt sich der Operkularmuskel fort in eine feine Lippe (Textfig. 3 *oli*), und so entsteht die Operkularscheibe (Textfig. 3 *os*).

Das auf dieser ruhende Operkulum besteht aus Conchin, ist bei M. t. gelb, bei G. c. braun und bei Ph. t. hellgelb, es dient zum Verschluß der Schale und besteht aus spiralig aufgerollten Windungen. Die Richtung der Spirale ist der Windungsrichtung der Schale entgegengesetzt. Houssays Angabe, daß die Anzahl der Windungen gleich der Zahl der Schalenumgänge ist, erwies sich als irrig. Bei G. c. fand ich 12—16, bei M. t. 13—14 (Textfig. 7) und bei Ph. t. 15—18 Windungen, je nach Alter und Größe. Houssay dagegen spricht von 5—6 gleichbreiten Umgängen. Freilich, mit bloßem Auge zählt man nur 5—8 von gleichem Durchmesser, unter der Lupe oder dem Mikroskop erweitert sich



Textfig. 8. Gibbula cineraria: Schnitt durch die Operkulargrube und den vorderen rechten Abschnitt der Operkularscheibe mit Operkulum. Obj. A, Ok. 4, Tub. = 160.

aber die Anzahl der Umläufe, die nach innen zu immer enger werden und schließlich in einem Kerne enden. Jede Windung besteht aus zwei Streifen: der eine ist aufgebaut aus feinen, schrägverlaufenden Bälkchen, die ungefähr die Gestalt eines steilen Integralzeichens haben, der andere ist schmäler und ein Firnisband.

Die äußerste Windung endigt stets vorne auf der rechten Seite. An dieser Stelle befindet sich vor dem Operkularmuskel eine Querrinne, die Operkularspalte oder „fente pédieuse“

(Textfig. 8 *opsp*), in der die „cellules chitogénes" von HOUSSAY liegen, ein eigenartiges Epithel, das neue Ansatzstreifen bilden soll. Diese abscheidenden Zellen (Textfig. 8 *cchit*) zeigten hohen Zylinderbau, einen dunklen chromatinreichen Kern und eine deutliche Kutikula. Bei G. c. waren die Kerne oval und fast in der Zellmitte gelegen, bei Ph. t. langgestreckt und basal. Auf einer Schnittreihe fand ich im Protoplasma noch feine Körnchen, wie HOUSSAY; auf den Schnitten eines anderen Exemplares waren diese aber nicht mehr zu sehen und auch der Kern von dem in Hämatoxylin und VAN GIESON-Gemisch tiefrotviolett gefärbten Plasma nur noch selten zu unterscheiden. Wenn man annimmt, daß jede dieser hohen Zellen ein Bälkchen zu der Operkularspirale bildet, eine Meinung, die durch die übereinstimmende Größe erlaubt ist, so liegt es nahe, in den dunklen Zellen eine fortgeschrittenere Stufe der Chitinisierung zu sehen. Die beschriebenen cellules chitogénes setzen sich an der rechten Seite der Operkularscheibe (Textfig. 3 *cchit*) noch weiter fort und enden hinten in der Zunge. Dort sind sie niedriger und heller.

Nach HOUSSAYS Vermutung soll das Wachstum des Operkulums in der Weise geschehen, daß sich an der Operkularspalte die chitinisierten Zellen an die Windungen hintereinander ablagern und das Operkulum sich fortwährend in der Richtung des Uhrzeigers dabei dreht. Über die Zuwachsstreifen sollen nun sekretorische Zellen der Zunge am Hinterende eine glänzende, indifferente Saumsubstanz, den Firnis legen, der nach Vollendung einer Umdrehung wieder von einer Bälkchenlage überzogen wird. So soll also einer vollständigen Umdrehung des Operkulums jedesmal eine ganze Windung entsprechen.

Um die Möglichkeit einer derartigen Drehung des Operkulums auf seiner muskulösen Scheibe festzustellen, legte ich ein Tier mehrere Wochen in HENNINGsches Gemisch; aber beim Schneiden splitterte das angewachsene Operkulum ab. Bei einem zweiten Versuche löste sich bei der Herausnahme aus dem Gemisch das Operkulum von selbst los und nahm, wie mikroskopische Untersuchungen ergaben, das ganze Haftepithel unverletzt mit. Die Verbindung des Haftepithels mit dem Operkularmuskel ist demnach nicht innig und eine Drehung des Operkulums auf dem unterliegenden Muskel nach Art eines Gleitvorganges vielleicht möglich. Immerhin bleibt die Richtigkeit der Vermutung HOUSSAYS noch eine offene Frage.

f) Das Epipodium.

Die den Trochiden eigene wohlentwickelte Krause, das Epipodium, ist teils dem Fuße, teils dem Mantel zugeordnet worden. Die Erörterung dieser strittigen Frage kann aber erst nach der Besprechung des Nervensystems geschehen. Das Epipodium läuft oberhalb des Fußes als ein überragendes, lappiges, vielfach gefranstes Hautgebilde fast um den ganzen Körper (Textfig. 3, 4 *D* und 6 *epp*). Es entspringt neben dem Augenstiel und läßt nur die Vorderseite des Kopfes frei. Seine stärkste Ausbildung hat das Epipodium bei allen drei Arten jederseits hinter dem Augenstiel in der Nackengegend. Die rechte Seite ist bei M. t. ein großer weißer Lappen, die linke dagegen stark gefingert. Auffallender sind bei G. c. die Unterschiede zwischen rechts und links; das vordere rechte Epipodium zerfällt in zwei bis drei Läppchen, die linke Seite ist gefranst. Es ist mit schwarzen Pigmentstreifen versehen, die nach der Operkularscheibe zu aufhören; von da ab erscheint nur mehr die Unterseite pigmentiert. Um den Fußrücken herum zeigen sich wieder viele Ausfransungen. Bei Ph. t. sind beide Seiten fast symmetrisch und ganz ohne Fransen, wie RANDLES (73 p. 41) dies auch von der Untergattung Calliostoma berichtet; nur hängt bei Ph. t. der rechte Lappen etwas weiter nach unten und ist überhaupt umfangreicher. Nach PELSENEER (56 p. 46) soll sich das Epipodium der Nackengegend bei lebenden Tieren jederseits einrollen zu einem Kanal, und zwar links zu einem „siphon d'entrée", rechts zu einem „siphon de sorte" zur Wassereinführung bzw. Ausführung aus der Mantelhöhle.

Ausgekleidet ist das Epipodium von einem kurzzylindrischen Flimmerepithel, dessen große, ovale Kerne ziemlich basal gelegen sind; eine deutliche Kutikula überzieht die Zellen. Vielfach ist das Epithel in Falten gelegt, die äußerlich als Warzen erscheinen. Zwischen den Epithelzellen sieht man unter dem Mikroskope häufig muköse Drüsenzellen, die nach den Augenstielen und andererseits nach dem Hinterende des Epipodiums zu weit dichter werden. Ph. t. sind die dem Epipodium aufsitzenden, schon erwähnten Zotten oder Sinnespapillen eigentümlich. Das Innere der Krause besteht hauptsächlich aus Bindegewebe und hat nur schwache Muskelzüge.

Jederseits finden wir hinten Seitentaster von demselben Bau wie die Kopffühler (Textfig. 3 *st*). Sie entspringen unter der vorragenden Krause in dem Abschnitt, der den Fußrücken um-

rahmt, sind bei M. t. und G. c. schwarz pigmentiert und beiderseits 3, bei Ph. t. dagegen weiß und 4 an der Zahl. Ihre Oberfläche ist mit Sinnespapillen übersät.

Unter den Seitenfühlern sieht man die von RANDLES (73 p. 41) erwähnten Epipodialpapillen aus den Seitenteilen des Fußes als kleine weiße Höckerchen oder keulenartige Köpfchen hervorragen. Es handelt sich um Seitenorgane, die noch unter den Sinnesorganen näher beschrieben werden. Bei Ph. t. sind sie wegen der Kleinheit der Tiere und der weißen Hautfarbe nur schwer zu sehen. Am Fuße eines jeden Tasters sitzt ein solches (Textfig. 3 *so*) Gebilde; außerdem fand ich jederseits bei Ph. t. noch zwei, bei M. t. und G. c. noch ein solches Seitenorgan in der Nackengegend unter dem Epipodium (Textfig. 4 *D so*), sodaß wir bei M. t. und G. c. 8, bei Ph. t. 12 dieser Anhänge im ganzen haben. Diese Feststellung widerspricht also THIELES (71, p. 328) Angabe, daß sie bei Fissurelliden und Trochiden nur am Grunde der Epipodialtaster lokalisiert sind.

g) Der Mantel.

Der Mantel ist im Grunde genommen eine Verdopplung der Haut und umzieht den ganzen Körper; er scheidet die Schale ab. Vorn über dem Kopf ist er frei und hier befindet sich der Eingang zur Mantelhöhle, an der Seite verwächst er mit der Körperwand und läuft als einfache Falte um den Spindelmuskel herum.

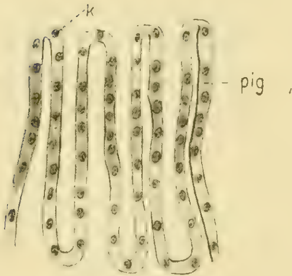
Im Innern des Mantels finden wir zahlreiche Bluträume, viele Nerven, verschiedene Muskelzüge, sonst aber viel Bindegewebe, das am Rande überwiegt.

Der Mantelrand der Trochiden ist bisher noch nicht untersucht worden. Er ist verdickt und etwas nach oben umgeschlagen; vorn zeigt er einen spaltförmigen Einschnitt, die Mantelrinne oder -furche (Taf. V, Fig. 3 *maf*), an den Seiten hört dieser Spalt nach hinten zu auf. Bei G. c. und M. t. ist der Mantelrand übereinstimmend gebaut.

In der Mantelfurche vorn (Taf. V, Fig. 3 *maf*) ist das Epithel ganz regelmäßig gebaut und nicht von Becherzellen unterbrochen. Das Plasma der Zellen ist ziemlich dunkel gefärbt, die runden bis ovalen Kerne liegen etwas basal, außen sind die Zellen von einer deutlichen Kutikula überzogen, Flimmerung fehlt. Außerhalb der Spalte tritt auf der Manteloberseite plötzlich eigentümliches Epithel auf. Es ist auf Längsschnitten in dichte

Falten gelegt (Taf. V, Fig. 3 *cpbe*), in denen man keine Zellgrenzen erkennen kann. Die Mitte der Falten (Textfig. 9 *pig*) erweist sich stark pigmentiert und hier stehen auch die ovalen Kerne dichter. Flächenschnitte ergeben nun, daß diese vermeintlichen Falten von becherförmigen Vertiefungen der Manteloberseite herrühren. Diese eng nebeneinanderstehenden Epithelbecher dienen vielleicht zur Oberflächenvergrößerung der Mantelaußenseite. Weiter hinten hören sie auf und werden von gewöhnlichem Körperepithel abgelöst.

Über der Hypobranchialdrüse und der linken Niere findet man auf der Oberseite des Mantels, vereinzelt oder auch dicht



Textfig. 9. Monodonta turbinata: Schnitt durch die Epithelbecher von der Rückenseite des Mantels. Obj. D, Ok. 4, Tub. = 160 mm.



Textfig. 10. Gibbula cineraria: Zellen von der Oberfläche des Mantels über der Hypobranchialdrüse. Imm. $\frac{1}{12}$, Ok. 2, Tub. = 160 mm.

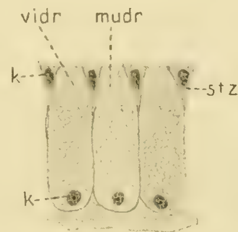
zusammenstehend, auffallende, in van Gieson-Gemisch gelb, in Bleu de Lyon blaugefärbte Zellen (Textfig. 10 u. Taf. V, Fig. 7 *kaz*). Sie sind oval oder außen abgerundet; ihr Plasma ist feinkörnig, scheint am Rande, besonders an der Außenseite hell und glasig durch und bildet meist auch eine lichte Zone um den Kern (*k*). Dieser ist rund bis oval, liegt gewöhnlich im oberen Teile der Zelle nahe an der Wand und hat ein deutliches Kernkörperchen. Zwischen diesen Zellen findet man alle Übergänge. Auf späterer Entwicklungsstufe werden sie schmäler und heller, der Kern rückt an die Zellwand, wird langgestreckt und läßt eine feinere Struktur nicht mehr erkennen. Die erwähnten Zellen ruhen auf dem Bindegewebe der Wand des Mantelrandes und haben keine Kutikula. Ihre Bedeutung ist mir unbekannt; vielleicht sondern sie Kalk für die Schale ab.

Die Oberseite des Mantelrandes an der Seite und hinten ist auch in Falten gelegt, doch gleicht das Epithel nur darin dem eigenartigen Faltenepithel des vorderen Mantelrandes, daß es pigmentiert ist (Taf. V, Fig. 4 *ostep*). An der Spitze des Mantelrandes geht es über in gewöhnliches, dunkles Zylinderepithel.

Unter dem pigmentierten Faltenepithel des vorderen und hinteren Mantelrandes sah ich profundoepitheliale drüsige Zellen (Taf. V, Fig. 3 u. 4 *prdr*), die sich mit Bismarckbraun hellgelb, mit Hämatoxylin blaßblau färbten; ihre Kerne sind wandständig. Die schwachen Farbenreaktionen machen ihre Natur als muköse Drüsenzellen sehr unwahrscheinlich.

Die Unterseite (Taf. V, Fig. 3 u. 4 *mau*) des Mantelrandes besteht aus höheren Zylinderepithelien als die Zellen der Mantelrinne, ihre Kerne sind länglichoval. Vereinzelte Becherzellen unterbrechen dieses Epithel.

Weiter innen ist der Mantelrand mehrfach gefaltet und das Epithel ist höher (Taf. V, Fig. 3 u. 4 *fa mau*). Die Höhen der Falten sind eingenommen von zweierlei Drüsenzellen. Der Inhalt der einen ist mit Hämatoxylin blau, mit Bismarckbraun dunkelbraun gefärbt und schaumig; es sind also echte Schleimzellen (Textfig. 11 *mudr*). Ihr Kern (*k*) liegt basal; seitlich liegen Stützzellen (*stz*), die unten fadenförmig zulaufen, nach außen sich aber erweitern und bewimpert sind; der Kern liegt distal. Neben diesen mit reifem Sekret erfüllten Schleimzellen sieht man auch leere oder solche, deren Sekret in Bildung begriffen ist. Durchzogen sind diese von einem Gerüst feiner Plasmafäden, zwischen denen sich kleine, schwachblaugefärbte Sekretkörner bilden. Diese verquellen und reifen zu dem schaumigen Schleim aus. Nach der Entleerung des Schleimes bleibt der Kern zurück und die Sekreterzeugung kann wieder beginnen.



Textfig. 11. Monodonta turbinata: Visköse und muköse Drüsenzellen mit ihren Stützzellen von der Unterseite des Mantelrandes. Obj. D, Ok. 4, Tub. = 160 mm.

Die zweite Art von Drüsenzellen (Textfig. 11 *vidr*) hat zum Unterschied einen körnigen Inhalt und färbt sich in van Gieson-Gemisch gelb, in Bleu de Lyon blau; sie gibt keine Schleimreaktion. Die Kerne liegen basal, sind rund und wandständig. Stützzellen liegen wieder an den Seiten. Zwischen den einzelnen Falten gehen die Drüsenzellen in gewöhnliches Epithel über.

Nur wenig weicht der Mantelrand bei Ph. t. von den geschilderten Verhältnissen ab. Die Mantelfurche ist etwas tiefer und enger, enthält aber dasselbe Epithel. Die Manteloberseite weist wieder das gefaltete Epithel auf, das hier aber noch viel dichter und enger steht und unpigmentiert bleibt. Die Spitze des Mantelrandes ist mit zahlreichen Papillen besetzt, wie bei Incisura Lytteltonensis nach Bourne (87, p. 3—4). Die Unterseite besitzt wieder zweierlei Drüsenzellen, unter denen aber die eigentlichen Schleimdrüsen überwiegen.

Schalenbildung. Wir sind über die Abscheidung der einzelnen Schalenschichten noch wenig unterrichtet. Nach Simroth (52, p. 253) „dient die Ober- oder Außenseite des Mantelrandes zur Erzeugung des Periostracums und Ostracums, während das übrige Epithel des Mantels und des Eingeweidesackes das Hypostracum oder die unterste Schalenschicht, soweit sie immer gerechnet werden mag, abscheidet". Auch der Fuß soll sich an der Schalenbildung beteiligen. Da nun nach Biedermann (62, p. 133) jeder Schalenschicht eine besondere Zellage des Mantels entsprechen soll, so sehe ich in der Mantelrinne, entsprechend den Verhältnissen bei anderen Schnecken, die Bildungsstätte des Periostracums, im dahinterliegenden dichten Falten- bezw. Becherepithel wegen seines Pigmentgehaltes die des Ostracums und schließlich im Plattenepithel des Mantels über dem Papillärsack der Hypobranchialdrüse und des Eingeweidesackes den Absonderungsherd des Hypostracums.

III. Bindegewebe und Körpermuskulatur.

a) Das Bindegewebe.

Zweierlei Arten von Bindegewebszellen habe ich bei Trochiden in größeren Ansammlungen gefunden:

1. Große Plasmazellen,
2. Spindelförmige Zellen.

Plasmazellen. Am auffallendsten sind die großen Plasmazellen; zu ihnen gehören als vakuolige Abarten die Leydigschen Zellen oder Langerschen Blasen. Es sind dies große blasige Zellen von rundem bis ovalem Umriß mit deutlicher Membran. Im Innern liegt der große runde Kern, dessen Kernkörperchen sich vom Chromatin gut abhebt. Um den Kern sind Plasmareste gelagert, die nie bis an die Membran heranreichen. Darin sehe ich

Schrumpfungserscheinungen. Das Plasma ist infolge leicht blau gefärbter Körner außen dunkler (Glykogen?). Bei Ph. t. fand ich die Körner weniger gut erhalten. Die Leydigschen Zellen treten am dichtesten auf in der Umgebung des Fußsinus, des Magens, zwischen den Darmschlingen und Schläuchen der Mitteldarmdrüse, finden sich aber auch in den Fühlern, den Augenstielen, dem Aufhängeband der Kieme und im Mantel. Sie sollen, wie Biedermann (88) berichtet, nach der Verdauung Reservestoffe aus dem Blut in Form von Glykogen ansammeln.

Spindelförmige Zellen. Das fibrilläre Fasergewebe findet sich überall; es zeigt meist längliche Kerne in den homogenen Fasern, die sich wirr durchkreuzen. Die Grundsubstanz erscheint sehr feinkörnig oder auch sehr feinmaschig. Um die Blutlakunen des Fußes und die anderen Blutgefäße legt sich das fibrilläre Fasergewebe als eine bindegewebige Membran. Als Membran umzieht es auch die Schläuche der Mitteldarmdrüse, der rechten Niere, der Speicheldrüsen usw. oder ist als eine Art Basalmembran unter Epithelien ausgebildet.

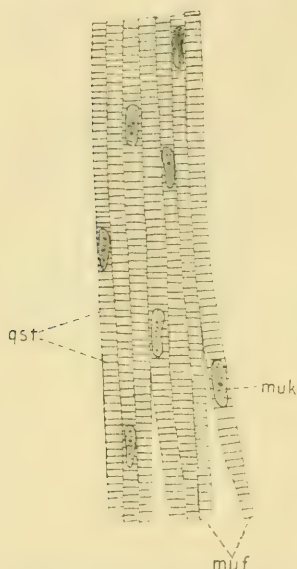
b) Die Muskulatur.

Die Muskeln bestehen aus einzelnen Muskelfasern. Diese sind glatt und langgestreckt, im Querschnitt rund bis oval und als eine umgewandelte Zelle mit Kern aufzufassen. Der langgestreckte Kern ist chromatinreich und am Rande der Faser gelegen. Nach Merton (90) wird das fehlende Sarkolemm ersetzt durch das die Muskelfasern umziehende interfaszikuläre Bindegewebe. Die gesamte Muskulatur zeigt unter dem Polarisationsmikroskop deutliche Doppelbrechung.

Als erster hat Pagenstecher (3) in den Fibrillen der an der Knorpelhülle festsitzenden Muskelbänder bei Tr. zizyphinus Querstreifung beobachtet. Auch Robert (61, p. 389) erwähnt sie bei M. t. in der Schlundkopfmuskulatur und Bourne (87, p. 18) beschreibt sie ebendort bei Incisura Lytteltonensis. Die an den Zungenknorpel sich ansetzenden Muskelbänder zeigen dünne Querstreifen, die von der einen Seite der Fasern gerade herüber zur anderen ziehen (Textfig. 12 *qst*) und Abstände von ungefähr der halben Faserbreite haben. Die langgestreckten Kerne (*muk*) haben deutliches Chromatin und fast den Durchmesser der Fasern. Quergestreifte Muskulatur derselben Art fand ich auch im Herzen und in den Vorhöfen und konnte damit die schon von Haller (15)

und SPILLMANN (76) gemachten Beobachtungen bestätigen. Muskulatur mit verschieden dicken Querstreifen, wie SPILLMANN sie bei Turbo rugosus beschreibt und abbildet, habe ich nicht gesehen.

Fußmuskulatur. Der den Körper des Tieres tragende Fuß ist ein mit zahlreichen Bluträumen durchsetztes Schwellgewebe. Seine kräftige Muskulatur dient zur Fortbewegung, besonders die Längsmuskeln der Sohle, zum Zusammenziehen und Ausdehnen in der Längs- und Querrichtung und ermöglicht dem Tiere das Zurückziehen in die Schale. Die Fasern verlaufen — häufig in Bündeln —, wenn man einen Querschnitt betrachtet, von oben nach unten, von vorn nach hinten, von rechts nach links. So entsteht ein dichtes Maschenwerk. Die Muskelfasern stehen meist senkrecht zum Epithel, unmittelbar darunter und parallel dazu sah ich sie nur selten. Das Muskelgeflecht erscheint in der Umgebung des Fußsinus, der Fußstränge und darüber hinter dem Operkularmuskel infolge der eingelagerten Bindegewebszellen weit lichter.



Textfig. 12. Gibbula cineraria: Quergestreifte Muskulatur aus dem Schlundkopf. Imm. $\frac{1}{12}$, Ok. 2, Tub. = 160 mm.

Spindelmuskel. Als wichtigster Körpermuskel entspringt aus dem Fuße nach oben unter der Ursprungsstelle der ersten Windung des Eingeweidesackes der Spindel- oder Kolumellarmuskel (siehe ROBERT 61, p. 383, Fig. 494 und RANDLES 73, Pl. VI, Fig. 40). Er setzt sich im Innern der ersten Umdrehung an die Spindel an und befestigt das Tier in der Schale. Seine Fasern gehen aus dem Fußgeflecht hervor, ziehen in auffallend langen Strängen nach oben und verbreiten sich fächerförmig. Die Anhaftstelle an die Spindel ist mit dem sog. „Haftepithel" überzogen. Es ist niedrig, in Hämatoxylin und VAN GIESON-Gemisch rosa gefärbt und hat runde Kerne. Die Zellen erscheinen vielfach auseinandergerissen, wohl infolge des Abtrennens von der Schale, und stehen schräg. Die langen Kerne der Muskelfasern besitzen deutliches Chromatin.

Operkularmuskel. Nach hinten setzt sich der Spindelmuskel in den Operkularmuskel fort (Textfig. 3 *opmu*). Wir haben also in ihm kein selbständiges Gebilde und können auch das Heraustreten seiner Muskelfasern aus dem Spindelmuskel beobachten, wie es ROBERT (61, Fig. 494) abbildet. Im Querschnitt sehen wir seine Fasern oberhalb des Fußsinus entspringen und sich fächerförmig nach der Oberfläche ausbreiten zu der Operkularscheibe.

Mantelmuskulatur. Der Mantelrand ist in drei Richtungen von Muskeln (Taf. V, Fig. 3 u. 4 *mu*) durchzogen. Nach meinen Schnitten unterscheide ich: 1. Muskelfasern, die unter der Rückenfläche verlaufen, von hinten nach vorn bis in die Spitze ziehen und den Mantelrand in der Längsrichtung seiner Entwicklung verkürzen; 2. Faserzüge von der Oberseite zur Unterseite, die den Mantelrand zusammendrücken können; 3. dazu senkrechte Muskelfasern, die kreisförmig verlaufen.

IV. Kieme, Osphradium, Hypobranchialdrüse.

a) Kieme und Osphradium.

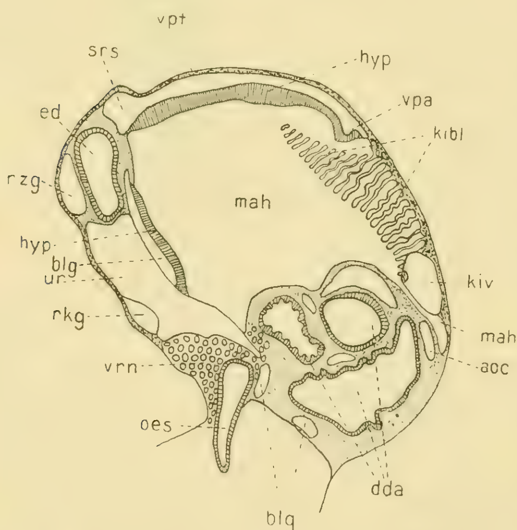
Die ganze linke Mantelhöhle ist von hinten nach vorne durchzogen von der Kieme. Bei den Trochiden hat sich nur mehr die linke Rhipidoglossenkieme erhalten; die rechte, die schon bei Haliotis, Pleurotomaria und Parmophorus schwächer entwickelt ist, fehlt infolge der zunehmenden Asymmetrie vollständig und als Überbleibsel ist nur noch das von THIELE (53, p. 641) entdeckte rudimentäre rechte Ausführgefäß vorhanden (Textfig. 13 *rkg*).

Ganz mit Unrecht hat HALLER (15, p. 28; 46, p. 124) ein Gebilde auf der rechten Seite des Mastdarmes am Dache der Mantelhöhle als Rudiment der rechten Kieme gedeutet. Wir werden sehen, daß es sich hier einfach um den rechten Abschnitt der Hypobranchialdrüse handelt.

Die Kieme ist zweifiedrig, ihr vorderer Teil wird getragen von einem Stützstab, und auf diesem befinden sich jederseits dreieckige Kiemenblättchen parallel hintereinander geordnet (Textfig. 13 *kibl*). Die äußere Reihe der Kiemenblättchen ist nach der zutreffenden Beschreibung HALLERS (46, p. 124) größer und oben zugespitzt, die innere, dem Mantel zugekehrte, dagegen kleiner und oben abgerundet (Textfig. 14 u. 19). Vorne ragt die Kieme frei aus der Mantelhöhle heraus (Textfig. 16 *ki*), und nach der Spitze zu werden die Blättchen immer kleiner. Die hintere

Hälfte der Kieme ist dagegen doppelt befestigt: unten ruht sie auf dem Mantel, oben wird sie durch ein Aufhängeband von ihm gehalten, sodaß sie nunmehr nach AINSWORTH DAVIS (75) die Mantelhöhle teilt in eine kleinere linke Hälfte für den einströmenden und eine größere rechte für den ausströmenden Fluß (Textfig. 19 *ki*). Ganz hinten legt sich die Kieme mit ihrer linken Seite so dicht an den Mantel an, daß nur noch die rechte Kiemenblattreihe erhalten bleibt und sie in diesem Abschnitt einfiedrig wird (Textfig. 13 *kibl*).

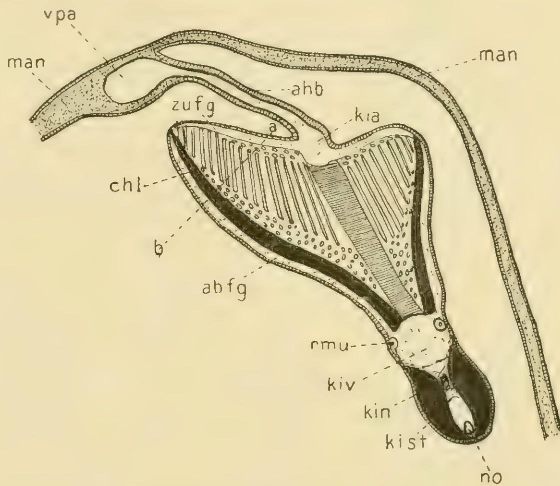
Längs der Unterseite der Kieme zieht entlang das abführende Gefäß, die Kiemenvene; sie geht zum linken Vorhof des Herzens und führt das arteriell gewordene Blut (Textfig. 13, 14, 19 *kiv*). Längs der Oberseite verläuft das zuführende Gefäß, die Kiemenarterie (Textfig. 14 u. 19 *kia*); sie bringt das im Körper venös gewordene Blut, welches schließlich in der Vena pallealis transversa gesammelt worden ist, zur Auffrischung in die Kiemenblättchen. Durch das Aufhängeband steht sie in Verbindung mit der Vena pallealis anterior, einem Gefäß, das über der Kieme im Mantel sich nach vorne erstreckt (Textfig. 13 u. 14 *vpa*).



Textfig. 13. Monodonta turbinata: Querschnitt durch die Mantelhöhle in der Gegend der Vena pallealis transversa. Obj. a_2, Ok. 2.

Im Aufhängeband (Textfig. 14 *ahb*) ziehen einige feine Längsmuskeln nach hinten, die zur Verkürzung der Kieme dienen. Neben ihnen finden sich zwei bis drei unbedeutende Nerven, die kleine Zweige in die einzelnen Kiemenblättchen senden und wahrscheinlich aus dem Kiemenganglion stammen. Die erwähnten Längsnerven entsprechen wohl dem „nerf afférent“ von PELSENEER (56). Ähnliche Muskel- und Nervenzüge beschreibt TOBLER (64, p. 273) bei Parmophorus intermedius.

Der Stützstab des freien Teiles der Kieme entspringt etwas hinter dem Kiemenganglion aus dem Mantel, zieht an der Unterseite entlang bis zur Spitze und ist membranös. Im Querschnitt (Textfig. 14 *kist*) erkennt man, daß er doppelt ist und zwischen den beiden Hälften Bindegewebe liegt. Aus diesem anlagernden Bindegewebe soll er nach BERNARD (34) hervorgegangen sein. Die chitinige Membran besteht aus strukturlosen, konzentrischen Schichten; aussen ist sie überzogen von einem Wimperepithel mit deutlicher Kutikula.



Textfig. 14. Monodonta turbinata: Schematisierter Schnitt durch ein Kiemenblättchen.

Zwischen den beiden Hälften des Stützstabes verläuft ein Nerv, der aus dem Kiemenganglion hervorgegangen ist; es ist der Nervus olfactorius (Textfig. 14 *no*), der den Nerv des SPENGELschen Organs oder das Osphradium darstellt. Als „Geruchsorgan" beschreibt SPENGEL (10, p. 335—336) eine bräunliche, birnförmige Masse (Kiemenganglion), die sich an der Basis des Kiementrägers nach vorne in einen feinen Faden fortsetzt. BERNARD (34, p. 167—173) hat das Osphradium der Trochiden so genau behandelt, daß ich nur auf seine Arbeit zu verweisen brauche. Mit ROBERT (61, p. 403) und RANDLES (73, p. 67) kann ich nur seine Befunde bestätigen. Aus dem Nervus olfactorius führen zwischen den beiden Stützstabhälften hindurch Fasern zu Sinneszellen in dem äußeren Epithel. Über diesem Nerven befindet sich, nur durch eine bindegewebige, häufiger durchbrochene Scheidewand getrennt, das ausführende Gefäß (Textfig. 14 *kiv*).

Der eigentliche Kiemennerv, der mit dem Sinnesnerv erst im Kiemenganglion zusammentrifft, verläuft über der Kiemenvene (Textfig. 14 *kin*). Nach HALLER (15) soll sich von diesem Kiemennerv gleich nach dem Austritt aus dem Kiemenganglion ein Ast

nach hinten abspalten. Mit Bouvier (26, p. 38) muß ich nach meinen Schnitten das Vorhandensein dieses Nerven bestreiten; doch fand ich jederseits oberhalb der Kiemenvene je einen die ganze Kieme durchziehenden Rückziehmuskel und darin eingebettet einen feinen Nerven (Textfig. 14 *rmu*). Von diesen beiden Nerven, die ihren Ursprung wohl auch im Kiemenganglion haben, wird jedes einzelne Kiemenblättchen versorgt. Genau dieselben Verhältnisse bildet Fleure (72, Taf. XIV, Fig. 74) für Haliotis tuberculata ab.



Textfig. 15. Monodonta turbinata: Querschnitt durch ein einzelnes Kiemenblättchen in der Richtung a—b auf Textfig. 14. Obj. D, Ok. 2, Tub. = 160 mm.

Zum Verständnis der Blutbewegung ist eine eingehende Beschreibung der Kiemenblättchen nötig. Ihr feinerer Bau ist fast genau so wie bei Haliotis, Pleurotomaria und Parmophorus. Jedes Blättchen hat Dreiecksform und besteht aus zwei nahe aneinanderliegenden Epithelflächen. Im Querschnitt (Textfig. 15) erscheint es mehrfach gefaltet; an seinem oberen Rande befindet sich ein feines zuführendes Gefäß (*zufg*), das von der Kiemenarterie ausgeht und von einem Nerven (*ne*) bis zur Spitze durchzogen wird. Am unteren Rande erweitert sich jedes Kiemenblättchen zu einem ausführenden Gefäß (*abfg*), das zur Kiemenvene zieht; das Blättchen ist gestützt von einer doppelten Membran, die einen feinen Nerven (*ne*) einschließt. Am abführenden Rande glauben Fleure und M. Gettings (81) Sinneszellen beobachtet zu haben. Die beiden dicht aneinanderstehenden Blattflächen werden durch feine bindegewebige Träger verbunden und gestützt. Die Zellen der Epithelwände werden nahe dem abführenden Gefäß hochzylindrisch und besitzen auffallend lange Flimmer (*flep*); diese dienen wohl zur Wasserbewegung, wodurch zwischen den einzelnen Kiemenblättchen ein Zwischenraum freigehalten wird, damit das Atemwasser ungestört an die ganze Oberfläche herantreten kann. Der abführende und zuführende Rand zeigen im

Epithel vereinzelte Schleimdrüsen, deren Absonderung nach FLEURE und M. GETTINGS (81) zum Schutze der Blättchen vor Beschädigung dienen soll. Die erwähnte Chitinleiste (Textfig. 14 u. 15 *chl*) stützt das Kiemenblättchen auf der Unterseite und verdickt sich nach der Kiemenvene zu, dort biegt sie um in das benachbarte Blättchen und hat die Gestalt eines U, und zwar so, daß die eine Hälfte des U in dem ersten, die andere in dem zweiten Kiemenblättchen liegt.

Das Blut gelangt nun aus der Kiemenarterie venös in das zuführende Gefäß des Blättchens, streicht zwischen den bindegewebigen Tragbälkchen der beiden Epithelwände nach unten durch, kommt dabei mit dem Sauerstoff des Meerwassers in Berührung und wird arteriell. Darauf fällt es in das abführende Gefäß, läuft zwischen den beiden Chitinleisten entlang und gelangt in die Kiemenvene.

b) Die Hypobranchialdrüse.

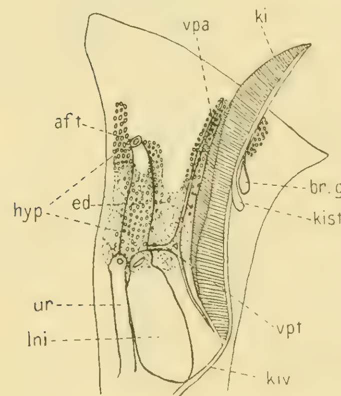
Zwischen Mastdarm und Kieme, aber auch rechts vom Mastdarm ist das Dach der Mantelhöhle vielfach quer und längs gefaltet zu der Hypobranchialdrüse. Ihre Ausdehnung ist bei den einzelnen Arten verschieden.

Bei M. t. hat das Drüsenfeld seine größte Ausbreitung in der Gegend der Vena pallealis transversa; es zieht vom Ureter rechts des Mastdarmes über diesen hinweg nach links zur Kieme (Textfig. 13 *hyp*). Weiter vorne spaltet es sich in eine bis zum After ziehende schmälere rechte und eine ausgedehntere linke Hypobranchialdrüse. Ein schmaler Streifen begleitet noch die Vena pallealis anterior (Textfig. 16 *vpa*) nach vorne.

Weniger entwickelt ist die Hypobranchialdrüse bei G. c.; dagegen gewinnt sie bei Ph. t. eine große Ausdehnung. In der vorderen Mantelhöhle ist sie in enge Falten gelegt und breitet sich ohne Unterbrechung aus von der rechten Seite über den Mastdarm bis zur Kieme. Weiter hinten wird sie durch eine Eiweißdrüse an der Mündung des Ureters getrennt in eine rechte und linke Fläche (Textfig. 19 *hyp*). Die linke Drüse zieht über den Papillärsack hinweg bis zur Kieme. In der inneren Mantelhöhle schließlich vereinigen sich hinter der Eiweißdrüse wieder die beiden Hälften.

Genau wie an der Unterseite des Mantelrandes sind wieder in der Hypobranchialdrüse zweierlei Drüsenzellen zu unterscheiden: muköse mit schaumigem und visköse mit körnigem oder

homogenem Inhalt. In der Gestalt und dem Bau der basalen Kerne stimmen aber beide Arten überein. Neben diesen Zellen fand ich häufig entleerte Drüsenzellen (Taf. V, Fig. 7 *ldr*). Die umgebenden Stützzellen verlängern sich fadenförmig nach unten, erweitern sich nach außen und haben dort ihren dunklen Kern. Das Drüsenepithel steht auf einer Basalmembran. In der Verteilung der Drüsenzellen fällt bei M. t. unter dem Mikroskop in die Augen, daß die mukösen Zellen vorwiegend in den vorderen Zipfeln der Hypobranchialdrüse, besonders an dem freivorragenden Teil des Mastdarmes liegen, während der hintere Abschnitt der Hypobranchialdrüse aus viskösen Zellen in überwiegender Anzahl besteht. In der Textfigur (Textfig. 16) sind die mukösen Drüsenzellen durch kleine Kreise, die viskösen durch Pünktchen angedeutet. Bei G. c. und Ph. t. ist die Verbreitung beider Zellarten unregelmäßig.



Textfig. 16. Monodonta turbinata: Schematische Zeichnung des Manteldaches zur Darstellung der Verteilung von mukösen und viskösen Drüsenzellen in der Hypobranchialdrüse. 4:1.

Das Vorhandensein einer rechten und linken Hypobranchialdrüse bei Pleurotomaria (Woodward 63) trotz der beiden Kiemen und die histologische Beschaffenheit des Gebildes rechts vom Mastdarm bei den Trochiden spricht entschieden gegen Hallers (15 und 46) Annahme, daß die rechte Hypobranchialdrüse ein Kiemenrudiment ist. Mit Grobben (35), Spillmann (76) und Fleure und M. Gettings (81) halte ich den rechten Abschnitt für einen Teil der Hypobranchialdrüse, schon allein wegen der Übereinstimmung der Drüsenzellen.

Über die Bedeutung des Drüsensekretes ist man noch sehr im unklaren. Am besten schreibt man ihm eine zwiefache Funktion zu. Nach Robert (70) erfolgt mit der Ablage der Eier und der Entleerung des Samens eine starke Absonderung von Schleim, der aus der Hyprobranchialdrüse stammen soll. Diese Angabe nähert sich der Ansicht Hallers (46), wonach das Sekret bei Cemoria zur Umhüllung der Eier dienen soll. Andererseits soll nach Fleure und M. Gettings (81, p. 462) der abgesonderte Schleim die Hauptblutgefäße des Manteldaches und die herab-

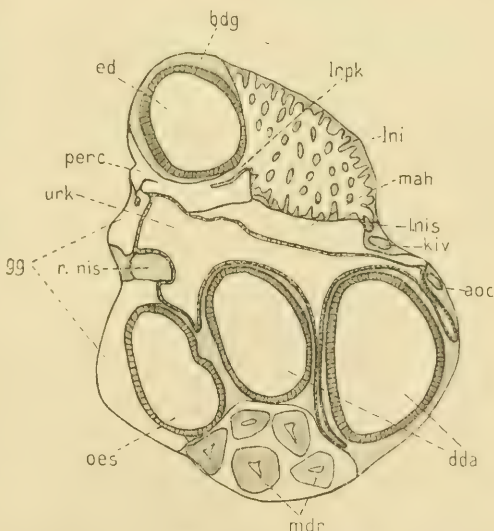
hängenden Kiemenblättchen schützen vor Beschädigung durch in die Mantelhöhle eindringende Hartteilchen und Körnchen.

V. Die Organe des Blutkreislaufes.

Bei meinem konservierten Material war es unmöglich, brauchbare Injektionen der Blutgefäße zu erhalten. So mußte ich mich denn hauptsächlich mit den Untersuchungen von Schnitten begnügen und bin zu ganz guten Ergebnissen gekommen, welche die Beobachtungen von Perrier (31), Pelseneer (56) und Spillmann (76) an G. c., von Robert (61) an M. t. bestätigten. Fleure und M. Gettings (81) haben den Blutkreislauf bei Trochus obliquatus und crassus näher beschrieben. Die von mir untersuchten drei Arten wichen nur in nebensächlichen Punkten ab.

a) Das Herz.

Das Herz, der Mittelpunkt des Blutgefäßsystems, liegt am Ende der Mantelhöhle und ist, wie bei allen Diotokardiern, vom Enddarm durchbohrt (Textfig. 17 u. 21 *ed*). Es ist eingeschlossen in einen dünnwandigen Herzbeutel, das Perikard (*perc*), das ein Überrest der sekundären Leibeshöhle sein soll. Es liegt auf der Rückenseite des Tieres und ist nach der Entfernung der Schale sichtbar. Wie auf den Abbildungen von Randles (73 Pl. VI, Fig. 39, 47, 48) sichtbar, verläuft es von links nach rechts und schneidet die Mittelebene des Körpers fast senkrecht.



Textfig. 17. Photinula taeniata: Querschnitt durch den mittleren Teil des Körpers. Obj. a_2, Ok. 2, Tub. = 160 mm.

Nach hinten ist es begrenzt von dem hinteren Abschnitt der rechten Niere und dem Magen, vorne links vom Papillärsack, rechts und

ebenfalls auf der Unterseite von der rechten Niere. (Renoperikardialkanäle verbinden den Herzbeutel mit beiden Nieren. Das Körperepithel über dem Perikard ist stark gefaltet.

Obgleich die rechte Kieme schon fehlt, hat das Herz zwei Vorhöfe, die aber nicht mehr wie bei Fissurella symmetrisch jederseits liegen, sondern der größere linke ist nach vorn, der kleinere rechte nach hinten gerückt. Diese Asymmetrie ist nach Fleure (72, p. 295) schon bei Haliotis angedeutet.

Herzkammer. Die Herzkammer ist ein muskulöser Schlauch, der den Enddarm umschließt (Textfig. 21 *hcmu*) und sich links erweitert zu einem Aortenbulbus. Eine genaue Beschreibung der Herzmuskulatur verdanken wir Spillmann (76). Bei M. t. prüfte ich seine Untersuchungen nach und konnte sie vollauf bestätigen. Die Muskelschicht des Herzschlauches ist dreifach: innen das Herzlumen quer durchsetzende Fasern, dann Längsfaserschicht, außen gegen das Perikard Ringmuskelschicht. Schon Haller (15) stellte in der Muskulatur des Herzens und der Vorhöfe Querstreifung fest. Diese ist schon beschrieben worden. Den von Haller behaupteten Unterschied zwischen Herz- und Vorkammermuskulatur in bezug auf die Kerne konnte ich ebensowenig wie Spillmann finden. Die Kerne sind überall mehr oder minder langgestreckt und zeigen verteiltes Chromatin.

Im Herzen wollte Haller (15) Ganglienzellen gefunden haben. Ich suchte vergebens danach und glaube mit Spillmann, daß hier eine Verwechslung mit Bindegewebszellen vorliegt.

Durch Öffnungen mit vorspringenden Klappen, die ebenfalls quergestreifte Muskulatur besitzen, steht die Herzkammer in Verbindung mit den Vorhöfen. Diese Klappen machen das Zurückfließen des Blutes in die beiden Vorhöfe bei der Zusammenziehung der Kammer unmöglich.

Vorkammern. Der vordere Vorhof, der dem linken von Haliotis entspricht, ist geräumiger, der hinter der Kammer gelegene rechte dagegen schmal und langgestreckt und erscheint so, entsprechend dem Schwund der rechten Kieme, stark rückgebildet. Die Wandung der Vorkammern besteht aus einem lockeren Netze verfilzter Muskelfasern.

Die Ränder der beiden Vorkammern sind, wie Spillmann (76, Fig. 16) abbildet, ausgezogen in zahlreiche Fransen. Diese sind bedeckt von dem hellen Perikardialepithel. Das Perikardialepithel der Fransen ist zylindrisch und enthält trübe Körnchen (s. Randles 73, Fig. 38), sonst ist es ein helles Plattenepithel

und ragt buckelförmig vor (s. GROBBEN 35, Fig. 10). Die Zellen haben auffallende Ähnlichkeit mit den exkretorischen Zellen der rechten Niere. GROBBEN (35) hat das Perikardepithel der Fransen für eine „Perikardialdrüse" gehalten, welche die Wasserabscheidung besorgen soll. Die in den Zellen befindlichen Körnchen sind nach PERRIER (31) wahrscheinlich Exkretkörnchen. Sie gelangen wohl durch den bewimperten Renoperikardialkanal in den Papillärsack. SPILLMANN (76) hält es für sehr unwahrscheinlich, daß die Perikardialdrüse ein blutbildendes Organ ist.

b) Die Blutbahnen.

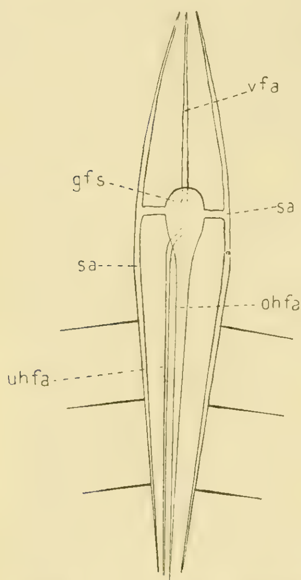
Aorta visceralis. Die Herzkammer erweitert sich zu einem Aortenbulbus. Dieser wird von SPILLMANN bestritten, aber ich glaube, daß man das kurze Stück vor der Gabelung in eine vordere und hintere Aorta für einen Bulbus halten muß. Die hintere Aorta (Textfig. 45 *aov*) zieht über der rechten Niere und dem Magen nach hinten und verläuft schließlich an der Innenseite der Eingeweidespirale bis zur Spitze. Sie versorgt Magen, Mitteldarmdrüse und Geschlechtsdrüse und endet in Lakunen.

Aorta cephalica. Die vordere Aorta wendet sich vom Aortenbulbus nach vorne, verläuft zunächst an der linken Körperseite unter dem Boden der Mantelhöhle (Textfig. 13, 17, 45 *aoc*), zieht über den Darmkanal, kreuzt weiter vorne über den Kropf und gelangt nach rechts zur Radulascheide. Ein Stück folgt sie noch dieser, dann löst sie sich aber in Lakunen auf, die den ganzen Schlundkopf umspülen und mit dem Fußsinus in Verbindung stehen. Von den Lakunen aus erhalten die benachbarten Eingeweideteile das Blut.

Arteria renalis. Von der Unterseite des Aortenbulbus geht nach ROBERT (61) noch eine Arterie ab zur Niere. Das Gefäß soll nach unten zum Darm umbiegen und sich dort verzweigen. Ich habe es nicht gesehen, will aber sein Vorhandensein nicht bestreiten.

Fußgefäße. Der vor und über dem Pleuropedalganglion liegende Fußsinus (Textfig. 4 D *gfs*) nimmt das aus den Lakunen des Schlundkopfes herabfallende Blut auf und versorgt damit den Fuß. Umgeben ist er von Bindegewebe mit vielen LEYDIGschen Zellen. Die Gefäße des Fußes (Textfig. 18 u. 3) mit ihren zahlreichen Verzweigungen haben den Charakter von Schwellgeweben und dienen zur Erweiterung oder Zusammenziehung des Fußes, indem Blut hinein- oder hinausgetrieben wird. Wir unterscheiden eine

mittlere Vorderfußarterie (*vfa*) eine obere (*ohfa*) und eine untere (*uhfa*) Hinterfußarterie und zwei Seitenarterien (*sa*), die sich bald nach ihrem Austritt aus dem Fußsinus (*gfs*) in einen vorderen und hinteren Ast gabeln. Die mittlere Vorderfußarterie läuft zwischen den beiden vorderen Fußnerven bis zur Spitze, die obere Hinterfußarterie, das stärkste Gefäß, über den Fußkommissuren nach hinten und versorgt den Spindel- und Operkularmuskel, die schwache untere dicht unter den Fußkommissuren in der Mitte nach hinten. Die beiden Seitenarterien speisen das Epipodium, die Seitentaster, Seitenorgane und Teile des Spindel- und Operkularmuskels.



Textfig. 18. Gibbula cineraria: Blutgefäße des Fußes. Schematisiert. 10 : 1.

Venöser Kreislauf. Die Hauptmenge des venösen Blutes gelangt aus dem vorderen und hinteren Körperabschnitt durch viele Sinus von rückwärts in die rechte Niere. Hier sammelt es sich in einer am Boden der Nierenhöhle verlaufenden kräftigen Nierenvene, die von rechts und links zahlreiche kleinere Gefäße aufnimmt. Sie gelangt in den Vorderlappen der Niere und vereinigt sich mit dessen ausführendem Gefäß. Dann dringen beide zusammen ein in den Mantel und werden zur Vena pallealis transversa. Doch vorher vereinigen sich, wie Pelseneer (56) richtig angibt, die Sinus der rechten und linken Niere im Perikard und trennen sich dann wieder weiter vorne. Der aus dem Perikard nach vorne austretende Ast verbindet sich dann noch mit der ausführenden Vene der rechten Niere. Schließlich steht das rechte Nierengefäß auch noch in Verbindung mit einem der linken Kiemenvene entsprechenden, schon von Grobben (35) erwähnten großen Gefäß, das rechts vom Mastdarm (Textfig. 13 *rkg*) im Mantel verläuft und in den rechten Vorhof mündet. Mit Recht halten es Thiele (53, p. 641) und Fleure und M. Gettings (81) für die rudimentäre rechte Kiemenvene. Dadurch steht nun auch die rechte Nierenvene im Zusammenhang mit dem rechten Vorhof.

Die aus verschiedenen Gefäßen entstandene Vena pallealis transversa erhält von links, wie schon Perrier (31) gefunden hat, Blut aus dem rechten Sinus des Papillärsackes. Auf der rechten Seite empfängt sie vom vorderen Mantel durch mehrere Gefäße venöses Blut, es sind dies: ein kleines zwischen Mastdarm und Eiweißdrüse rechts verlaufendes Gefäß, das ich nur bei Ph. t. gefunden habe; eine große rechts dem Mastdarm entlangziehende Vene (Textfig. 13 u. 19 *rzg*), die nach Fleure und M. Gettings (81) als Homologon zum zuführenden Gefäß der rechten Kieme bei Haliotis aufzufassen ist, und schließlich ein ansehnliches links vom Mastdarm gelegenes Gefäß (Textfig. 13 *srs*), das dem Subrektalsinus von Haliotis entspricht, mit Blut aus den vorderen Teilen des Mantels. Die Vena pallealis transversa (Textfig. 13 *vpt*) zieht nun von rechts nach links am Dache der Mantelhöhle herüber und mündet in ein großes, parallel der Kieme verlaufendes Gefäß, in die Vena pallealis anterior (*vpa*). Diese empfängt auch Blut aus dem vorderen Teil des Mantels und steht durch zahlreiche Anastomosen in Verbindung mit der Kiemenarterie. Das in der Kieme wieder arteriell gewordene Blut gelangt durch die Kiemenvene in den linken Vorhof.

Bei G. c. gabelt sich nach Bernard (34, p. 374) die Vena pallealis transversa inmitten ihres Verlaufes in einen kürzeren hinteren Ast, der sich bald verzweigt, und einen starken vorderen Ast, der mit der zuführenden Kiemenarterie sich verbindet.

Nach Fleure und M. Gettings (81) entsprechen die Vena pallealis transversa, das rechte Nierenausführgefäß und der „Subrektalsinus" zusammen dem Basibranchialsinus von Haliotis.

Wie Perrier (31) richtig sagt, hat der linke Vorhof noch die dreifache Verbindung wie bei Haliotis: Er nimmt die Kiemenvene auf, steht mit der Herzkammer im Zusammenhang und empfängt schließlich noch Blut aus den Lakunen des Papillärsacks. Aber auch der rechte Vorhof nimmt Lakunen auf aus der linken Niere, empfängt die rudimentäre rechte Kiemenvene und verbindet sich mit der Herzkammer. Berücksichtigen wir alle bisherigen Ausführungen, so ergibt sich, daß der Blutkreislauf noch nicht geschlossen ist, sondern ein Teil des venösen Blutes wieder zum Herzen kommt, ohne die Kieme zur Auffrischung durchlaufen zu haben.

Histologie. Die Wandung der Aorta und der Blutgefäße des Fußes besteht, wie Fleure (72, Fig. 62) auch bei Haliotis abbildet, aus einem dünnen Ringmuskel, dem innen eine feine

Bindegewebsschicht aufgelagert ist. Mit SPILLMANN (76) muß ich das Vorhandensein des von BERNARD (34) und ROBERT (61) behaupteten Endothels abstreiten. Es liegt aber die Annahme nahe, daß beide Forscher wandständige Blutzellen, die manchmal, regelmäßig nebeneinander gereiht, den Eindruck von Pflasterzellen machen, für Endothel gehalten haben.

VI. Die Exkretionsorgane.

Die Nierenverhältnisse der Trochiden waren lange Zeit eine Streitfrage und erst die neueren Arbeiten haben Klarheit gebracht. Schon VON JHERING (7) hatte ganz richtig eine rechte und eine linke Niere erkannt. Dieses Ergebnis stieß aber HALLER durch seine Arbeit über die Niere der Prosobranchier (25) wieder um, indem er einfach eine Verbindung zwischen rechter und linker Niere behauptete, die rechte als einen Anhang der linken, also des Papillärsacks erscheinen ließ und die Ausmündung der rechten Niere durch den Ureter zum Ausführgang der Geschlechtsdrüse machte. Diese Auffassung widerlegte PERRIER (31, p. 118—131) durch seine gründlichen Untersuchungen, und VON ERLANGER (39), THIELE (48) und PELSENEER (50 und 56) schlossen sich ihm an. Trotzdem verharrte HALLER (46) noch auf seinem Standpunkt und ließ sich erst 1900 (58 und 59) durch PELSENEER von seinem Irrtum überzeugen. Durch die folgenden Arbeiten von ROBERT (61), TOTZAUER (74), FLEURE (66 und 72) und RANDLES (73) wurden PERRIERS Beobachtungen bestätigt und ergänzt, und ich kann mich nur anschließen.

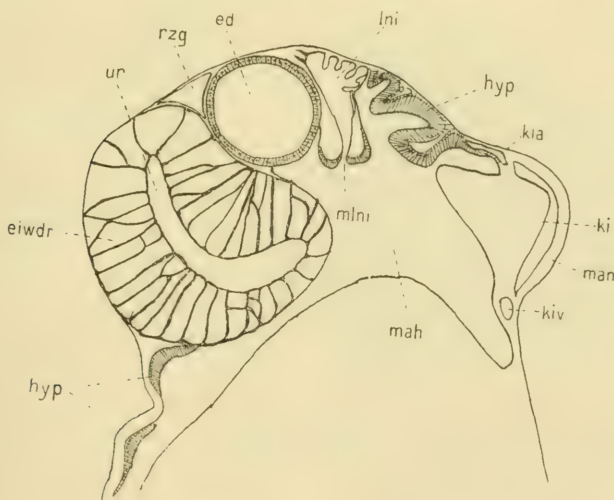
Es ist heute klar, daß bei den Trochiden zwei getrennte Nieren vorliegen ohne jegliche Verbindung. Beide sind in ihrem histologischen Aufbau und ihrer physiologischen Bedeutung vollständig verschieden. Nur die rechte Niere ist noch wirkliches Ausscheidungsorgan, die linke ist zum Papillärsack geworden und zeigt nur noch schwache exkretorische Funktion. In ihrem vorderen Teil nimmt die rechte Niere den Gang der Keimdrüse auf, und der Ureter ist daher gleichzeitig der Ausführweg der Geschlechtserzeugnisse.

a) Die linke Niere.

Am hinteren Ende der Mantelhöhle liegt links vom Mastdarm als ein ovales Gebilde die linke Niere (Textfig. 17 *lni*); hinten

stößt sie an das Perikard. Wie Querschnitte zeigen, legt sie sich bei Ph. t. nach rechts über den Mastdarm, indem sie diesen auf seiner Außenseite fast ganz umhüllt, nur die rechte Seite oberhalb des Ureters läßt sie frei. Bei M. t. und G. c. liegt sie nur auf der linken Seite des Mastdarmes, nicht auch noch auf seiner Oberseite. Unter dem Perikard stößt die linke Niere an die rechte, ohne sich mit ihr zu verbinden. Mit Sicherheit konnte ich das Fehlen der von Haller früher behaupteten Verbindung auf meinen Schnitten nachweisen. Durch eine schlitzförmige Öffnung links vom Mastdarm (Textfig. 19 *mlni*) mündet die linke Niere noch vor der Vena pallealis transversa unmittelbar nach außen. Der Schlitz ist von Schleimdrüsen der Hypobranchialdrüse umgeben.

Histologie. In den Innenraum der linken Niere ragen zahlreiche Zotten oder Papillen hinein, die als Ausstülpungen der



Textfig. 19. Photinula taeniata: Querschnitt durch die Mantelhöhle in der Gegend der Eiweißdrüse. Obj. a_2, Ok. 4.

Wand aufzufassen sind. Wegen dieses Merkmales hat man die linke Niere auch „Papillärsack“ oder „Papillargang“ genannt. Nach Haller (25) sollen die Zotten vielfach verzweigt sein, sie sind aber, wie Spillmann (76) nachgewiesen hat und Pelseneer (56, Fig. 164) abbildet, einfache Zapfen. Die Oberfläche der Zotten zeigt nach Spillmanns Abbildung (76, Fig. 10) becherförmige Vertiefungen, um die regelmäßig angeordnete Zellen stehen Auf Querschnitten (Textfig. 20 *t.zz*) kann man die von den Ver-

tiefungen herrührenden Zellen als helle Gebilde im Zotteninnern erkennen.

Von allen bisherigen Untersuchern wurde der Bau der Zotten folgendermaßen gedeutet: Die Oberfläche ist bekleidet mit nach außen buckelförmig vorragenden Epithelzellen; die Hauptmasse besteht aber aus einem schwammigen Bindegewebe, das einen im Innern verlaufenden Blutkanal umschließt. — Diese Trennung zwischen Epithel und schwammigem Bindegewebe ist nach meinen Beobachtungen nicht durchführbar, vielmehr fehlt zwischen dem vermeintlichen Epithel und dem schwammigen Innern eine trennende Zellwand und beide Teile sind unmittelbar in Verbindung, sodaß zwischen dem Blutkanal und der Außenseite der Zotten nur eine hochzylindrische Zellschicht liegt. Diese Zylinderzellen zerfallen aber nach dem Bau des Protoplasmas in zwei Teile, indem dies außen (Textfig. 20 *zz*) hell und durchscheinend ist und nur wenige Körnchen enthält, nach innen aber grobkörnig und dicht wird (Textfig. 20) und so einen schwammigen Eindruck macht. Im VAN GIESON-Gemisch wird das grobkörnige Protoplasma gelb gefärbt. Stellenweise stehen im Innern die Körner weniger dicht und dann wird als Grundsubstanz ein Netz- und Faserwerk sichtbar, in das die Plasmakörner eingestreut sind. Zwischen den einzelnen Zylinderzellen sind die Zellgrenzen nur an der hellen Außenseite gut sichtbar, nach innen zu werden sie undeutlich, doch treten vielfach zwischen den Zellen feine Spalten auf, welche wohl auf Schrumpfung beruhen. Die Körner des Innern halte ich für ein Sekret.

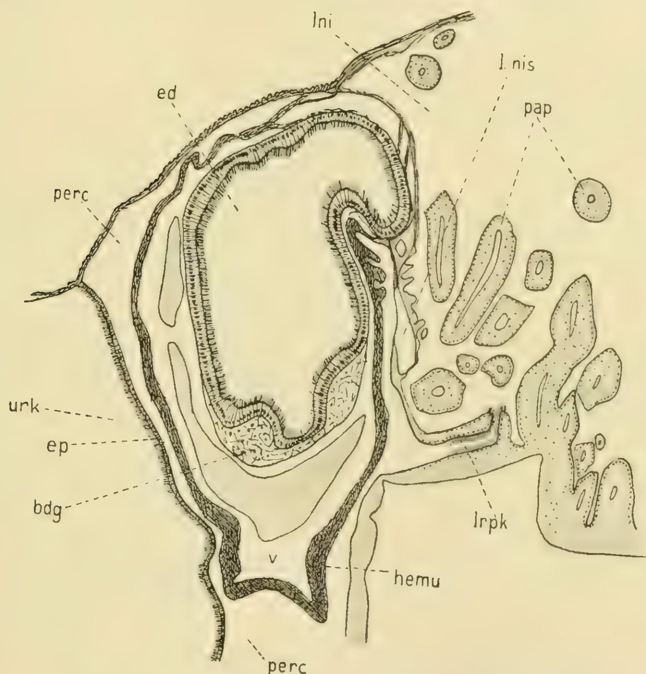


Textfig. 20. Monodonta turbinata: Querschnitt durch eine Zotte der linken Niere. Obj. D, Ok. 2, Tub. = 160 mm.

In der hellen Außenzone jeder dieser Zottenzellen liegt ein dunkler, ovaler, chromatinreicher Kern, der häufig auch einfache

Kernteilung zeigt. Im schwammigen Innern sieht man zahlreiche mehr oder minder degenerierte Kerne (*d.k*). Sie scheinen vom Außenrande hereinzuwandern und schließlich in den Blutkanal (*blg*) überzutreten, denn ich fand sie häufiger am Innenrande oder schon im Kanal selber. Der Blutkanal jeder Zotte steht in Verbindung mit den größeren Gefäßen der linken Niere und enthält Blutkörperchen und Gerinnsel.

Auf der Oberfläche der Zotten wollen Perrier (31), Haller (25), Robert (61, p. 409) und Randles (73, p. 45), Flimmer ent-

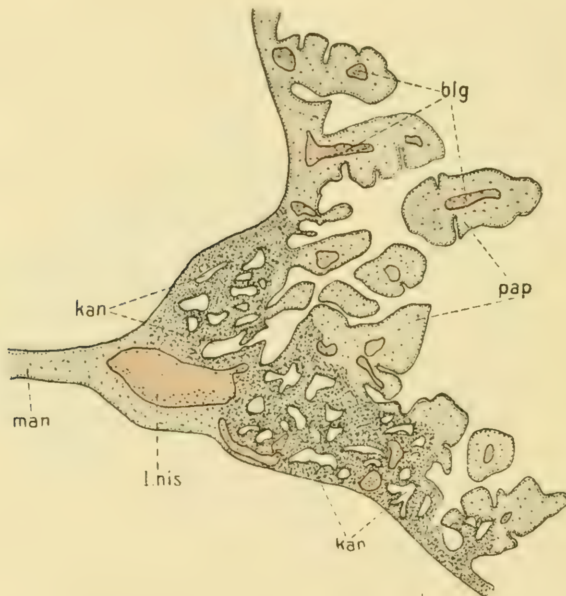


Textfig. 21. Monodonta turbinata: Querschnitt durch den Herzbeutel mit dem linken Renoperikardialkanal. Obj. A, Ok. 2, Tub. = 140 mm.

deckt haben; ich konnte sie aber ebensowenig wie Spillmann (76, p. 576) nachweisen.

Linker Renoperikardialkanal. Auf der rechten Seite des Papillärsackes befindet sich der anscheinend allen Rhipidoglossen gemeinsame Nierentrichter (Textfig. 21 *lrpk*). Er zieht als ziemlich kurzer Gang vom Boden der linken Niere in den vorderen Hohlraum des Herzbeutels links vom Enddarm. Nach dem Herzbeutel zu erweitert er sich trichterförmig, nach der linken Niere zu verengert er sich und bekommt deutliches Flimmerepithel.

Blutkreislauf. In wenigen Worten sei nochmals auf den Blutkreislauf der linken Niere eingegangen, da er erst in diesem Zusammenhang klar wird. Auf Querschnitten (Textfig. 17 *l. nis*) sieht man rechts und links vom Papillärsack je einen großen Sinus verlaufen und sich in die Blutkanäle der Zotten und das benachbarte Gewebe verzweigen. Der linke Sinus mündet in den linken Vorhof, der rechte vereinigt sich einerseits mit dem Sinus der rechten Niere im Herzbeutel und trennt sich dann weiter vorne wieder von diesem, andererseits steht er in Verbindung mit der Vena pallealis transversa. Das Blut gelangt also teilweise aus der

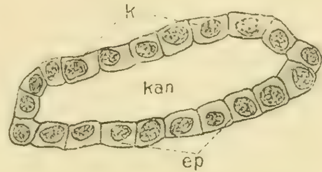


Textfig. 22. Monodonta turbinata: Querschnitt durch die Nephridialdrüse. Blutgefäße rot. Obj. A, Ok. 2, Tub. = 160 mm.

rechten Niere in die linke und aus dieser, ohne in den Kiemen aufgefrischt zu werden, in den linken Vorhof.

Nephridialdrüse. Auf der nach der Kieme zu gerichteten Seite des Papillärsackes beschreiben Fleure und M. Gettings (81, p. 460 und Taf. 28, Fig. 7) eine schon von Thiele (71, p. 345 und Fig. 91 *ng*) erwähnte Nephridialdrüse, die der Blutdrüse der Monotocardier entsprechen soll. Bei M. t. und G. c. fand ich sie gut ausgebildet, bei Ph. t. aber nur schwach entwickelt. Zur Untersuchung verwendete ich hauptsächlich das am besten konservierte Material von M. t.

Schon bei schwacher Vergrößerung hebt sich unter dem Mikroskope in der Gegend des linken Sinus die Nephridialdrüse durch ihren Kernreichtum und ihre hellere Färbung deutlich von den Zotten des Papillärsackes ab (Textfig. 45 *neph. d*). Aus der Nephridialdrüse öffnen sich zahlreiche Kanälchen (Textfig. 22 *kan*) in die Nierenhöhle, die umgeben sind von einem Epithel und durch eine undeutliche kernreiche Zwischensubstanz (Syncytium) voneinander getrennt sind. Die Epithelzellen (Textfig. 23 *ep*) der Kanäle besitzen keine Flimmer und haben ein glasig durchscheinendes, durch Hämatoxylin schwachblau gefärbtes Protoplasma, das wenige feine Körnchen enthält. Der runde bis ovale Kern (*k*) liegt ungefähr in der Zellmitte und zeichnet sich durch ein meist ganz dichtes und fein verteiltes Chromatin aus, sodaß er sehr dunkel erscheint. Die undeutlich begrenzten Zellen der Zwischensubstanz scheinen ähnliche Kerne und dieselbe Plasmafärbung zu besitzen. Zwischen diesen Zellen verlaufen feine in Hämatoxylin und van Gieson-Gemisch gelb gefärbte Fasern, die wahrscheinlich bindegewebiger Natur sind. An der Stelle, wo die Kanälchen in die Nierenhöhlung münden, erheben sich aus der Nephridialdrüse ohne scharfe Grenze die Zotten (Textfig. 22 *pap*) des Papillärsackes. Dabei gehen die Epithelzellen der Kanäle allmählich in die Zottenzellen über und scheinen nach innen, also nach dem Blutkanal zu, die früher schon erwähnte schwammige Körnermasse abzuscheiden.



Textfig. 23. Monodonta turbinata: Querschnitt durch ein Kanälchen der Nephridialdrüse. Imm. $\frac{1}{12}$, Ok. 2, Tub. = 160 mm.

Die Nephridialdrüse wird durchzogen von zahlreichen Blutgefäßen (*blg*), die aus dem linken mit dem Perikard in unmittelbarer Verbindung stehenden Nierensinus (*l. nis*) hervorgehen und in die Zotten des Papillärsacks übertreten, teils aber auch der Drüse allein anzugehören scheinen. In der Nachbarschaft dieser Blutgefäße zeigen die Zellen der Zwischensubstanz häufiger Umbildungen, eine Erscheinung, die Perrier (31, p. 165) auch in seinen Untersuchungen über die Nephridialdrüsen erwähnt. Als mehr oder minder freie Zellen tauchen sie nämlich in den Blutkanal und lassen alle Zwischenstufen der Umbildung zu Blutkörperchen erkennen. Diese Beobachtung scheint zu der Annahme zu berechtigen, daß die Nephridialdrüse eine Bildungs-

stätte von Blutzellen ist und der Blutdrüse (glande hématique) der Monotocardier gleichgesetzt werden kann. Weitere Schlüsse auf die Bedeutung der Nephridialdrüse können nur durch gründliche physiologische Untersuchungen gestützt werden.

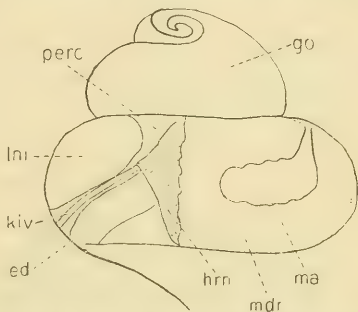
Funktion. Im Plasma der hellen Außenseite der Zotten findet man Körnchen, welche durch Hämatoxylin sich leicht blau färben und dadurch die bläuliche Außenzone scharf von der gelblichen Innenzone absetzen. Durch mikrochemische Reaktionen wies Spillmann (76) nach, daß jene Körner wahrscheinlich albuminoider Natur sind. Perrier (31) stellte fest, daß diese Körnchen ins Blut übergehen können, und sprach der linken Niere gleichzeitig die Rolle eines Exkretionsorganes und eines Reservebehälters zu. Das Blut soll diese Körnchen zur Aufspeicherung in den Papillärsack abgeben, im Bedarfsfalle sie ihm aber wieder entziehen. Spillmann (76) bringt die Körnchen in Verbindung mit den Körnchen der Perikardialdrüse und hält letztere für Zerfallprodukte der Blutzellen, die in die Perikardialflüssigkeit und weiter durch den Nierentrichter in den Papillärsack gelangen. Nach einer Filtration sollen die noch brauchbaren Bestandteile von den Zotten aufgenommen und wieder an das Blut abgegeben werden. Alle diese Erklärungen lassen erkennen, daß die Funktion der linken Niere noch unklar ist und einer gründlichen physiologischen Untersuchung bedarf.

b) Die rechte Niere.

Die rechte Niere zerfällt in einen Vorder- und einen drüsigen Hinterlappen und ist äußerlich nur teilweise sichtbar. Betrachtet man ein Tier von der Rückenseite, so fällt hinter dem Perikard ein weißes Organ auf, das hinten von der Mitteldarmdrüse und dem Magen begrenzt wird. Bei Ph. t. zeigt es die Gestalt eines Dreiecks (Textfig. 24 *hrn*) dessen stumpfer Winkel sich noch über das Perikard legt; bei M. t. und G. c. erscheint es als schmales Band. Dieses Gebilde ist der hintere Abschnitt der rechten Niere. Die übrigen Teile sind unsichtbar und kommen erst auf Schnitten oder beim Präparieren zu Gesicht. Der Hinterlappen setzt sich nach unten fort, zieht, dem Spindelmuskel aufgelagert, unter dem Herzbeutel hin, berührt hier den Papillärsack, ohne aber mit ihm in Verbindung zu treten, und geht auf der rechten Seite über in den Vorderlappen. Das Größenverhältnis

der beiden Abschnitte ist bei den einzelnen Formen sehr verschieden.

Vorderlappen. Bei Ph. t. ist der vordere Teil am weitesten nach vorne ausgedehnt. Dieses Verhalten würde also mit dem von RANDLES (73) bei Trochus zizyphinus geschilderten übereinstimmen und sich der noch größeren Ausdehnung des von WOODWARD (65, Fig. 26) abgebildeten vorderen Nierenabschnittes von Pleurotomaria Beyrichii nähern. Der Vorderlappen von Ph. t. ist den Dünndarmschlingen und dem Ösophagus aufgelagert (Textfigur 17 *urk*), erstreckt sich nach vorne bis zum Kropf und reicht links bis zur Aorta cephalica an der linken Körperwand. Den größten Teil des vorderen Nierenabschnittes nimmt die unter dem Boden der hinteren Mantelhöhle gelegene Nierenkammer ein. An der Wand dieses Hohlraumes sind nur wenige Drüsenschläuche oder Sekretzellen sichtbar.



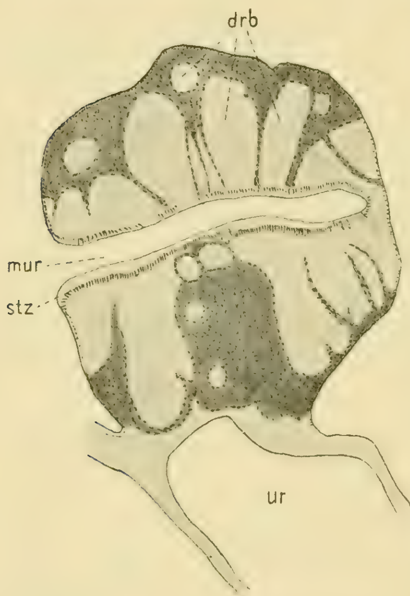
Textfig. 24. Photinula taeniata: Schematische Übersicht der Lagerung der Organe im Eingeweidesack. 15 : 1.

Wie schon PERRIER (31, p. 120) und RANDLES (73) beschrieben haben, beobachten wir unter den Trochiden ein allmähliches Schwinden des Vorderlappens Bei G. c. ist er weit geringer entwickelt als bei Ph. t., bei M. t. (Textfig. 13 *vrn*) fehlt er fast ganz und ist auf ein kleines Stück auf der rechten Körperseite beschränkt.

Hinterlappen. Durch eine ziemlich weite Öffnung steht der Hinterlappen der rechten Niere mit dem Vorderlappen in Verbindung. In der Mitte wird er durchflossen von der Nierenvene. Der untere und der dem Herzbeutel zugekehrte Hohlraum ist die Nierenkammer. Die Drüsenschläuche liegen hauptsächlich im hinteren Abschnitt an den Wänden, die dem Magen, der Mitteldarmdrüse und der Körperoberfläche zugewendet sind; bei Ph. t. sind sie rechts dichter, bei M. t. und G. c. aber vor allem unter der Körperhaut und an der Mitteldarmdrüse angesammelt. Die dem Herzbeutel zuliegende Wand ist dagegen vollständig drüsenfrei (Textfig. 21 *cp*) und nur von dem Epithel der Nierenkammer und einer Basalmembran gebildet.

Ureter und Eiweißdrüse. Die Urinkammer setzt sich nach vorne fort in den Ureter (Textfig. 13 u. 16 *ur*), der rechts vom Mastdarm am Dache der Mantelhöhle noch vor der Vena pallealis transversa mündet. Die Öffnung liegt neben dem Mündungsschlitz der linken Niere.

Bei weiblichen Formen von M. t. und Ph. t. fand ich an der Mündung des Ureters eine Anschwellung, die schon von PERRIER (31, p. 125) und HALLER (46, p. 122) bei anderen Trochusarten entdeckt und von RANDLES (73, p. 46—47) „Ampulle" genannt worden ist. ROBERT (70, p. 293) hält sie für eine Eiweißdrüse und erklärt, daß sie nur bei Formen vorkommt, die einen Gallertlaich legen. Trotzdem nun M. t. die Eier einzeln ablegen soll und daher von ROBERT diese Drüse geleugnet wird, habe ich doch bei dieser Form eine Anschwellung gefunden, die allerdings, entsprechend der noch wenig vorgeschrittenen Entwicklung der Eier, nicht allzugroß war.



Textfig. 25. Monodonta turbinata: Eiweißdrüse im Schnitt an der Uretermündung. Obj. A, Ok. 2, Tub. = 160 mm.

Die Anschwellung an der Uretermündung (Textfig. 25) von M. t. besteht aus bauschigen Drüsenbeuteln (*drb*) von ungefähr birnförmiger Gestalt, die um den engen Ausmündungsgang (*mur*) des Ureters strahlenförmig angeordnet sind und eine dicke Wand bilden. Umgeben sind die einzelnen Drüsenbeutel von einer dünnen Bindegewebsmembran mit langen, dunkelgefärbten Kernen. Jeder dieser Drüsenbeutel (Taf. V, Fig. 8) ist aufgebaut aus zahlreichen, dichtgedrängten, langen Drüsenzellen mit basalen, wandständigen Kernen (*k*). In der Umgebung dieser runden bis ovalen Kerne, die neben wenig Chromatin ein deutliches Kernkörperchen aufweisen, ist das Protoplasma körnig und im Hämatoxylin und VAN GIESON-Gemisch gelb gefärbt. Nach der Ausmündung der Drüsenzellen zu wird es hell und blaurosa gefärbt und läßt

keine Körner mehr erkennen, sondern nur eine aufgequollene Sekretmasse. Wird einer der Drüsenbeutel quer getroffen im Schnitt, so erscheinen darin die einzelnen Zellen wabenartig angeordnet. An der Ausmündung in den Ureter findet man die langgestreckten, chromatinreichen Kerne der Stützzellen (*stz*) regelrecht angeordnet, sodaß man fast den Eindruck eines Epithels gewinnt (Textfig. 25 *stz*).

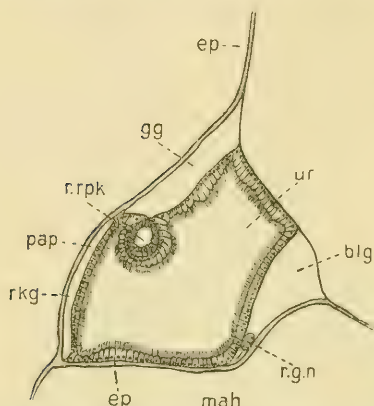
Bei Ph. t. erreicht die Eiweißdrüse (Textfig. 19 *eiwdr*) fast die Größe des Papillärsackes und ist im wesentlichen gleich gebaut wie bei M. t. Die basalen Kerne der einzelnen Drüsenzellen (Taf. V, Fig. 8 *k*) zeigen aber dichtes Chromatin und ein Kernkörperchen. Das Plasma ist um den Kern herum dunkel und dichtkörnig, im übrigen Zellraum aber hell und feinkörnig.

Der Umfang der Eiweißdrüse und das Protoplasma der Drüsenzellen scheinen von der Entwicklung der Eier abzuhängen. Bei Ph. t. waren die Eier reif, die Ampulle groß, das Protoplasma körnig; bei M. t. waren die Eier noch wenig entwickelt, die Ampulle unbedeutend, das Protoplasma aufgequollen und körnerlos. Den körnigen Inhalt darf man wohl für eine voraufgehende Entwicklungsstufe des schaumig aufgequollenen ansehen.

Rechter Renoperikardialkanal. Als erster entdeckte PELSENEER (50 und 56) einen Renoperikardialkanal der rechten Niere bei G. c. Nach den späteren Untersuchungen von RANDLES (73) und FLEURE und M. GETTINGS (81) scheint er allen Trochiden zuzukommen. ROBERT (61) hat ihn bei M. t. übersehen, doch fand ich ihn bei dieser Form ebensogut wie bei G. c. und Ph. t. Die Verbindung mit dem Herzbeutel geschieht nicht unmittelbar, sondern mittelbar durch den Gonadengang. Der Kanal entspringt aus dem vorderen rechten Perikardzipfel, zieht schräg von oben nach unten, öffnet sich in den Geschlechtsgang und mündet gemeinsam mit ihm auf einer Papille (Textfig. 26 *pap*) in die rechte Niere. Dieses Verhalten ist schon bei anderen Rhipidoglossen beschrieben worden: von PELSENEER (56) bei Emarginula von TOBLER (64) bei Parmophorus intermedius, von FLEURE (66 und 72) und TOTZAUER (74) bei Haliotis tuberculata und von BOURNE (87, p. 15—16) bei Incisura Lytteltonensis. Zum Beweise, daß bei den Trochiden die Verbindung durch den Geschlechtsgang geschieht, führt RANDLES (73) noch an, daß er im Herzbeutel Eier gefunden habe. — Die erwähnte Papille liegt bei Ph. t. schon im Ureter, allerdings nahe an der Stelle, wo er sich zur Nieren-

kammer erweitert, bei M. t. und G. c. noch an der rechten Wand der Nierenkammer.

Histologie. Der drüsige Teil der rechten Niere soll nach Perrier (31) aus einem von zahlreichen Bälkchen durchzogenen Sack bestehen, an denen die Drüsenzellen nebeneinandergereiht sind, also aus einem Maschenwerk; doch bestätigen meine Schnitte die Ansicht von Haller (25), Pelseneer (56) und Randles (73), wonach er aus zahlreichen Schläuchen besteht. Diese Drüsenschläuche sind außen von einer bindegewebigen Membran mit stark gefärbten länglichen Kernen umgeben und münden in die Nierenkammer.



Textfig. 26. Photinula taeniata: Querschnitt durch die gemeinsame Mündung des Gonadenganges und des rechten Renoperikardialkanales auf einer Papille in den Ureter. Obj. A, Ok. 2, Tub. = 160 mm.

Haller (25) unterscheidet zweierlei, Perrier (31) gar dreierlei Drüsenzellen in den Schläuchen. Nach meinen Untersuchungen kann ich mich aber ihrer Einteilung nicht anschließen, sondern muß folgende Unterscheidung machen:

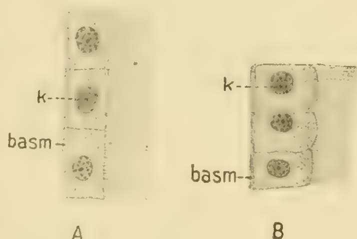
1. Unbewimperte Drüsenzellen der Schläuche;
2. Bewimperte niedrige Zellen der Nierenkammer;
3. Bewimperte hohe Zellen des Ureters.

Die Drüsenzellen sind schon von Randles (73, Pl. 5, Fig. 37) richtig beschrieben und abgebildet worden; sie umstellen meist kreisförmig den Kanal der Schläuche und sind in der Form sehr verschieden. Da, wo die Schläuche enger werden, sind sie nach dem Kanale zu zusammengedrückt, da, wo sie freier stehen, haben sie mehr zylindrische Gestalt mit abgerundeter Außenseite. Sie sind ohne Kutikula und Flimmer; ihr großer runder Kern liegt ziemlich basal und läßt neben viel Chromatin ein deutliches Kernkörperchen erkennen. Das mit Hämatoxylin und van Giesòn-Gemisch gelb bis grün gefärbte Protoplasma ist körnig und enthält zahlreiche Exkretionskörnchen, die nach dem Lumen zu häufiger werden. Nach Perrier (31) werden sie durch Osmose nach außen befördert. In mehr oder minder dicken Haufen

findet man sie zusammengeballt in der Nierenkammer und dem Ureter.

In den Nierenzellen von G. c. bildet PELSENEER (56, Fig. 163) Vakuolen mit großen Konkretionen ab. Diese habe ich niemals gefunden, es ist aber möglich, daß sie auf gewissen Stufen der Absonderung sich bilden.

An den Stellen, wo die Schläuche in die Nierenkammer münden, treten Wimperzellen (Textfig. 27 A) auf, welche die Wand der Nierenkammer auskleiden und auf einer strukturlosen Basalmembran (*basm*) ruhen. Sie sind kleiner und regelmäßiger als die Drüsenzellen und haben eine glatte Außenseite. Meist sind diese Zellen breiter als hoch. Die großen runden Kerne (*k*) haben deutliches Chromatin und ein Kernkörperchen. Das Protoplasma ist feinkörnig, heller als in den Drüsenzellen und nach der Außenseite zu dichter.



Textfig. 27. Photinula taeniata: A Nierenzellen aus der Nierenhöhle der rechten Niere. B Wimperzellen aus dem Ureter. Imm. $\frac{1}{12}$, Ok. 2, Tub. = 160 mm.

Die Wimpern sind bei Ph. t. (Textfig. 27 *A*) sehr lang und haben ohne Zweifel den Zweck, die ausgeschiedenen Nierenballen nach außen zu befördern.

Die Flimmerzellen des Ureters unterscheiden sich von dem Epithel der Urinkammer durch ihre abgerundete Außenseite und ihre größere Höhe. Besonders nach der Mündung zu strecken sie sich in die Länge, am niedrigsten sind sie noch bei M. t. In ihrer Höhe wechseln sie überhaupt sehr, bleiben aber stets höher als breit. Die langen Wimpern sind besonders schön bei Ph. t. (Textfig. 27 *B*) zu sehen. Die Ureterzellen ruhen auf einer strukturlosen Basalmembran. Der große runde Kern mit deutlichem Chromatin und einem Kernkörperchen liegt fast in der Zellmitte. Das feinkörnige Protoplasma wird nach außen dichter.

VII. Die Geschlechtsorgane.

Der Eingeweidesack wird bis zur Spitze der Windungen hauptsächlich von der unpaaren Geschlechtsdrüse (Textfig. 24 *go*) eingenommen. In sie erstrecken sich Magen und Mitteldarmdrüse derart hinein, daß sie außen von ihr umhüllt werden. Die Mittel-

darmdrüse läuft bei M. t. und G. c. an der Innenseite der Windungen hoch hinauf, doch wird die Spitze nicht erreicht. Die Geschlechtsdrüse wird dadurch mehr auf die Außenseite der Windungen verlagert. Ihre Ausdehnung ist schwankend, zur Brunstzeit hat sie den größten Umfang und ist durch tiefe Furchen in mehrere Lappen geteilt.

Da Begattungsorgane fehlen, sind beide Geschlechter nur an der Farbe der Keimdrüse zu unterscheiden. Nach Robert (61) ist bei M. t. die männliche Geschlechtsdrüse weißrosa, die weibliche grünlich. Bei meinem Alkoholmaterial waren selbst diese Farbenunterschiede verschwunden, sodaß nur eine mikroskopische Untersuchung Klarheit über die Geschlechtszugehörigkeit verschaffen konnte.

a) Der Geschlechtsdrüsengang.

Die Geschlechtsprodukte werden bei beiden Geschlechtern durch einen Gang (Textfig. 17 u. 26 *gg*) in die Urinkammer der rechten Niere entleert. Äußerlich sichtbar zieht er an der Innenseite der Windungen des Eingeweidesackes hinab zur rechten Niere. Auf Querschnitten erkennt man, daß er auf einer gemeinsamen Papille mit dem rechten Renoperikardialkanal mündet. Diese schon früher erwähnte Papille (Textfig. 26 *pap*) und ihr Gang tragen noch zunächst, wie das Totzauer (74) auch bei Haliotis tuberculata nachgewiesen hat, das Flimmerepithel der Nierenkammer, das dann aber ganz plötzlich übergeht in das Plattenepithel des Gonadenganges (*gg*).

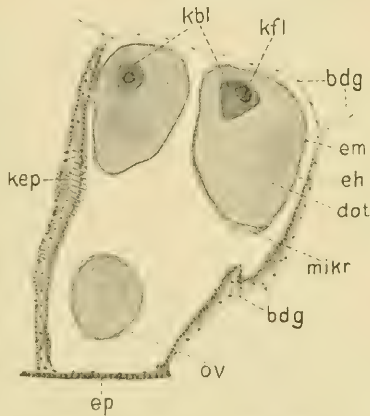
Die Papillenmündung stellt eine nur enge Öffnung dar, die sich zum Austritt der verhältnismäßig großen Eier erweitern muß. Das Vorhandensein dieser Mündung spricht gegen die von v. Erlanger (39) geäußerte Ansicht, daß die Geschlechtsprodukte durch Zerreißen der Wand des Gonadensackes in die rechte Niere gelangen.

Durch den Ureter, an dessen Mündung sich bei den Weibchen die schon beschriebene Eiweißdrüse befindet, gelangen die Geschlechtsprodukte nach außen.

Eine zweite Öffnung des Geschlechtsdrüsenganges in die rechte Niere, wie sie Tobler (64) für Parmophorus intermedius und Totzauer (74) für Haliotis tuberculata nachgewiesen haben, konnte ich nicht finden.

b) Der innere Bau.

Bei Männchen und Weibchen ist der feinere Bau der Geschlechtsdrüse gleich. Ausgekleidet ist sie von einem flachen Epithel; darunter befindet sich eine Hülle von Bindegewebe und Muskulatur. Von der Außenwand des Gonadensackes wird dieses Bindegewebe in den Hohlraum in Gestalt von Scheidewänden vorgeschoben und tritt in Verbindung mit der der Mitteldarmdrüse angelagerten Innenwand. Durch diese bindegewebigen Scheidewände wird die Geschlechtsdrüse in einzelne Räume geteilt, die als in den gemeinsamen Ausführgang mündende Blindsäckchen (Textfig. 28) aufzufassen sind. Die Bindegewebskerne sind oval und reich an Chromatin.



Textfig. 28. Photinula taeniata: Querschnitt durch einen Keimschlauch der weiblichen Geschlechtsdrüse mit fast reifen Eiern. Obj. A, Ok. 4, Tub. = 160 mm.

Auf den Bindegewebspfeilern sitzt nun das Keimepithel (*kep*). Es besteht bei Ph. t. bei schon fast vollendeter Eibildung aus Zylinderzellen von sehr verschiedener Höhe, in deren chromatinreichen Kernen kein Kernkörperchen zu finden war.

c) Die Samenkörperchen.

Die Keimlager der Ursamenzellen finden sich an den bindegewebigen Scheidewänden der einzelnen Schläuche. Im Innenraum sah ich dann reife Spermien derart in Büscheln regelmäßig angeordnet, daß sie ihre Schwänze parallel nebeneinander nach der Innenwand, ihre Köpfe beiderseits nach dem Keimepithel zu streckten und so zwischen den zwei Büscheln eines jeden Blindsäckchens eine schmale Gasse freiließen.

Einige Entwicklungsstufen der Spermatogenese ließen sich feststellen, doch konnte ich bei meinem Material keine lückenlosen Reihen, inbesondere keine Reduktionsteilungen und Mitosen beobachten.

Die fertigen Spermien sind noch einfach gebaut. Dem spindelförmigen Kopfe sitzt ein kleines Spitzenstück auf,

hinten steckt er in einem kelchförmigen Verbindungsstück, auf das der Schwanz folgt. Die Länge des Schwanzes konnte ich auf meinen Schnitten nicht bestimmen, doch muß sie nach den Abbildungen von Retzius (79) bei anderen Trochiden ziemlich bedeutend sein. Der Kopf soll nach Koltzoff (85) durch Quellung seine Form und Länge verändern. Das Kernstück färbte sich in Hämatoxylin und van Gieson-Gemisch tiefblau, Spitzen- und Verbindungsstück blieben aber glashell. Eine schwache Grünfärbung vom Verbindungs- und Spitzenstück erzielte ich mit Boraxkarmin und Indigkarmin, doch gelang es mir nicht, die von Retzius (79) durch feinere Untersuchungsmethoden bei verwandten Trochiden nachgewiesenen „Körner" oder „Nebenkernorgane" an der Ansatzstelle des Schwanzes zu finden.

Die Spermien von M. t. und G. c. zeigten am meisten Ähnlichkeit mit den von Retzius (79) abgebildeten Spermien von Haliotis und Teredo navalis oder den bei Koltzoff (85, Taf. II, Fig. 10 b u. c) abgebildeten Spermien von Trochus granulatus. Bei dieser Form fand Koltzoff am Kopfe des Spermiums noch einen Spiralfaden.

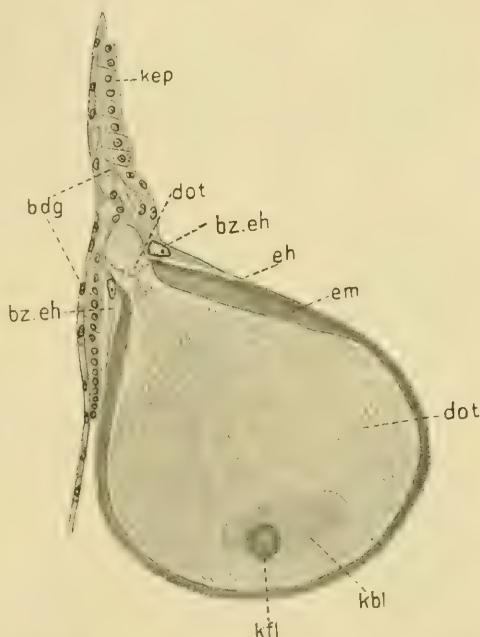
Meine Beobachtungen sprechen dafür, daß die Spermatogenese dauernd vor sich geht, denn ich fand bei allen männlichen Exemplaren Spermatogonien, Spermatozyten und Spermien nebeneinander. Allerdings ist zur Brunstzeit, entsprechend der größeren Ausdehnung der Geschlechtsdrüse, die Erzeugung von Spermien gesteigert und der ganze Hoden davon in dichten Massen erfüllt.

d) Die Eier.

Einige Entwicklungsstufen der Eibildung konnte ich bei M. t. beobachten. Ich fand Ureizellen in Gestalt einer Keule, wie Boutan (22, Taf. XXXVII, Fig. 5) von Fissurella und Fleure (66, Taf. VI, Fig. 4 b) von Haliotis abbilden, in die Höhlung der Keimschläuche hineinragen. Ist die Entwicklung der Eier bis zur Reife vorgeschritten, so scheint die Ovogenese aufzuhören, denn ich fand auf dieser Stufe keine Ureizellen und Eimutterzellen mehr.

Fast reife Eier kurz vor der Ablage fand ich bei M. t. und Ph. t. (Textfig. 28 *ov*) in den Keimschläuchen. Das Ei hat ovale Gestalt und ist erfüllt von zahlreichen, großen, hellbraun bis gelb gefärbten Dotterkörnern (*dot*). Der Kern oder das Keimbläschen (*kbl*) liegt nahe der Eihülle und besitzt ein

großes dunkles Kernkörperchen oder einen Keimfleck (*kfl*). Öfters standen die Eier noch durch einen Stiel (Textfig. 29) mit dem Epithel der Keimschläuche in Verbindung und es ließ sich auch in dem Verbindungsstiel Dottermasse beobachten. An solchen Stellen war auch die Bildung der Eihüllen zu erkennen; es sind deren zwei: eine dicke, in Hämatoxylin tiefblaugefärbte innere Membran (*em*) und ein darüber liegendes feines äußeres Häutchen (*eh*). Auf unserer Abbildung (Textfig. 28 *bz. eh*) sieht man nun dargestellt, wie gewisse Zellen zu jeder Seite des Stieles gegenüber dem Keimschlauchepithel ausgezeichnet sind durch auffallend große, helle Kerne mit deutlichem Kernkörperchen und faserförmig auslaufen in das die innere Membran umziehende feine Eihäutchen. Dieses scheint demnach eine Absonderung der großkernigen Zellen, die ich an solchen Stellen stets fand, zu sein.

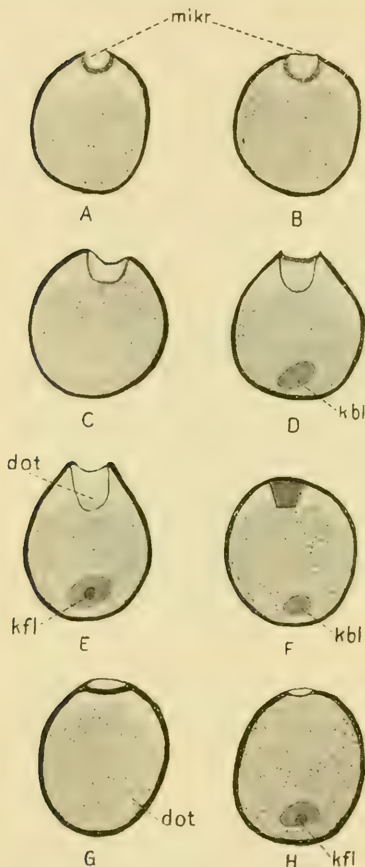


Textfig. 29. Photinula taeniata: Querschnitt durch ein Ei, das mit der Wand des Keimschlauches durch einen Stiel noch in Verbindung steht. Obj. D, Ok. 2, Tub. = 145 mm.

Die Bildungsweise der dicken inneren Eihülle konnte ich nicht feststellen, aber es fiel mir auf, daß sie meist an den Stellen, wo das Ei noch mit der Wand in Verbindung stand, stark verdickt war (Textfig. 29 *em*) und manchmal in drei durch Helligkeit unterschiedene, aber sonst nicht getrennte Schichten zerfiel. An den übrigen Punkten erschien sie aber gleichförmig.

Ist das Ei von der Wand abgefallen, so bildet sich der Stiel um zur Mikropyle. Dies geschieht nach meiner Deutung derart, daß sich die Wand am Stiele einstülpt, sodaß auf Schnitten die Mikropyle als trichterförmige Vertiefung erscheint, in der man auch gelegentlich Dotterkörner als Beweis einer Verbindung nach außen findet. Zur Darstellung der Verhältnisse

gebe ich hier mehrere schematische Abbildungen (Textfig. 30), auf denen man teils die Öffnung nach außen (*A*, *G*, *H*) aus dem Mündungsbecher, teils nach dem Eiinnern zu (*E*, *F*), teils die Mikropyle im Flächenschnitt (*B*, *C*, *D*) getroffen sieht. Die Mikropyle durchbricht die Eiwand an der dem Keimbläschen gegenüberliegenden Seite und soll nach Robert (70) im ausgebildeten Zustande einen gezackten Rand haben. Den Durchmesser der Eier von G. c. bestimmte Robert (70) auf 0,115 cm.



Textfig. 30. Photinula taeniata: Längsschnitte durch fast reife Eier zur Darstellung der Mikropyle, die in verschiedenen Richtungen getroffen bzw. angeschnitten worden ist. Obj. A, Ok. 4, Tub. = 160 mm.

e) Die Eiablage.

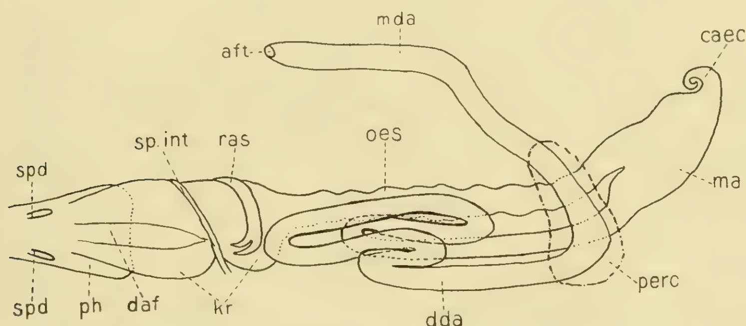
Über die Eiablage verschiedener Trochiden verdanken wir Robert (70) eingehendere Untersuchungen. G. c. soll im Juni laichen und die Eier einzeln absetzen. Die Vermutung aber, daß auch M. t. die Eier einzeln ablegt, scheint mir, nachdem ich eine Eiweißdrüse nachgewiesen habe, doch sehr zweifelhaft. Wegen der starken Entwicklung der Eiweißdrüse bin ich bei Ph. t. wohl zu der Auffassung berechtigt, daß diese Form, wie Trochus striatus, ihre Eier gemeinsam in Gestalt eines Gallertlaiches ablegt. Die Eiweißdrüse soll die Gallerte des Laiches liefern. Eier und Samen werden begleitet von Schleim, der wahrscheinlich aus der Hypobranchialdrüse stammt und durch den rechten Epipodialsipho in das Meerwasser entleert wird, wo die Befruchtung geschieht.

VIII. Die Ernährungsorgane.

Den gesamten Darmkanal teile ich ein in folgende Abschnitte:

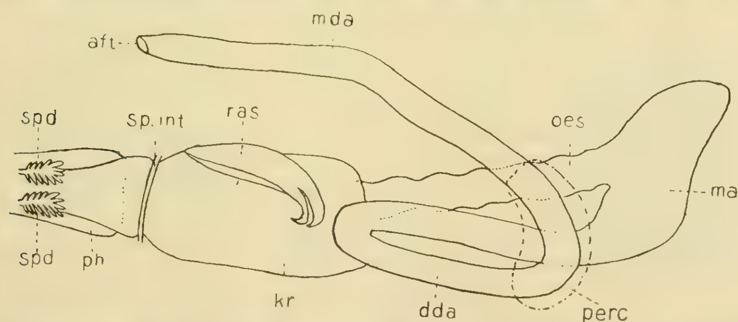
1. Mundhöhle,
2. Schlundkopf oder Pharynx,
3. Schlund oder Ösophagus mit Kropf,
4. Magen mit Mitteldarmdrüse,
5. Enddarm.

Ehe ich nun an die Beschreibung der einzelnen Teile gehe, will ich kurz den Darmkanal in seinem Gesamtverlauf verfolgen. Da Robert (61) schon eine gute Abbildung des Darmes von M. t. bringt, habe ich mich mit Zeichnungen von G. c. und Ph. t. begnügt (Textfig. 31 und 32).



Textfig. 31. Gibbula cineraria: Rekonstruktionszeichnung des Darmkanales

Durch den Mund gelangen wir in die Mundhöhle; am Eingang befinden sich rechts und links die zwei Kiefer, die bei Ph. t.



Textfig. 32. Photinula taeniata: Rekonstruktionszeichnung des Darmkanales.

kräftig entwickelt sind. Jederseits bildet die Mundhöhle in ihrem oberen Teil Einstülpungen in Gestalt der beiden Buccaltaschen, in diese münden die Ausführgänge der beiden Speicheldrüsen (*spd*).

Von unten ragt in die Mundhöhle hinein der muskulöse Schlundkopf (*ph*), er besteht aus zwei Stützknorpelpaaren und

ansetzenden Muskeln. Auf seiner Oberseite liegt die Reibplatte oder Radula, die sich nach hinten einsenkt in einen Sack, in die Radulascheide (*ras*).

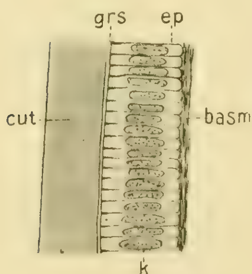
Die Mundhöhle setzt sich oben fort in den Schlund oder Ösophagus (*oes*). Dieser besitzt jederseits eine Ausstülpung, die beiden Schlundtaschen, die aber hinten zusammentreffen und gemeinschaftlich den zottenreichen Kropf bilden.

Die Speiseröhre (*oes*) führt von unten her in den hinteren Teil des Magens (*ma*); dieser besitzt am Boden eine Rinne, die bei M. t. und G. c. in ein Caecum (*caec*) führt und die Gallengänge der angelagerten Mitteldarmdrüse aufnimmt.

Aus dem vorderen Teil des Magens tritt der Enddarm zunächst als Dünndarm (*dda*) aus; nach mehreren Windungen dreht er sich nach rechts, tritt ein in den Herzbeutel (*perc*) und durchbohrt das Herz. Dann zieht er als Mastdarm (*mda*) oder Rektum am Dache der rechten Mantelhöhle nach vorne und endigt mit dem After (*aft*).

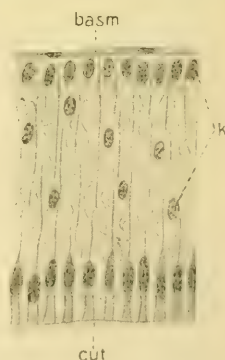
a) Die Mundhöhle.

Das Epithel der Lippen ist in Falten gelegt und von einer dicken Kutikula überzogen. Bei Ph. t. (Textfig. 33) besteht es aus hohen Zylinderzellen mit langen, chromatinreichen Kernen (*k*); auf diese folgt eine schmale, helle Grenzschicht (*grs*) und dann die starke Kutikula (*cut*), die oft die Höhe des Lippenepithels erreicht. Geschlossen werden die Lippen von einem Sphinkter.



Textfig. 33. Photinula taeniata: Schnitt durch das Lippenepithel mit starker Kutikula. Obj. D, Ok. 4, Tub. = 160 mm.

Das Epithel der Lippen geht nach innen über in das Epithel der Mundhöhle mit vielen Drüsenzellen. An den Seitenwänden finden wir Schleimdrüsen vom selben Bau wie im Körperepithel. Nach hinten wird das Mundepithel weit höher und heller (Textfig. 35, 37 und 42 *dr. ep*). Es besteht aus nach unten gerichteten Zylinder-

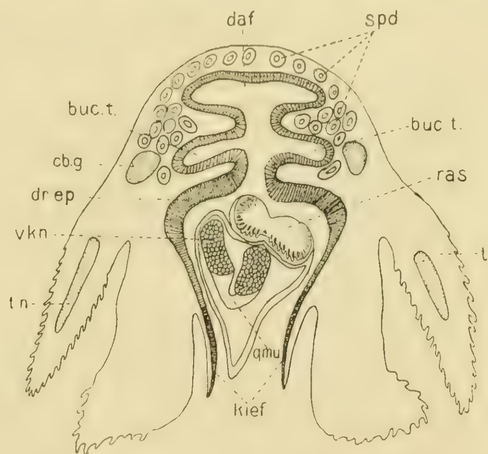


Textfig. 34. Photinula taeniata: Schnitt durch das Drüsenepithel aus der Seitenwand und dem Dache der Mundhöhle. Obj. D, Ok. 2, Tub. = 160 mm.

zellen, ist anscheinend mehrschichtig und läßt keine scharfen Zellgrenzen erkennen. Wie unsere Abbildung (Textfig. 34) zeigt, sind zwei regelmäßige Kernreihen vorhanden, eine basale und eine distale. Zwischen beiden liegen noch regellos verteilt andere Kerne. Die ovalen Kerne (*k*) sind bläschenförmig, hell und chromatinreich. Während das Plasma der distal gelegenen Zellen dunkler und gestreift erscheint, ist es darunter hell. Schleimreaktion habe ich nicht gefunden. Ein ganz ähnliches Epithel beschreibt Tobler (64, p. 253) bei Parmophorus intermedius. Das erwähnte hohe Zylinderepithel ruht auf einer Basalmembran (*basm*) und ist von einer Kutikula (*cut*) überzogen.

Eine schmale Ausstülpung der Mundhöhle, die Sublingualfalte, schiebt sich vorne unter den Schlundkopf. Sie trägt kubisches Epithel, das von echten Schleimzellen unterbrochen wird.

Von oben ragen zwei Längswülste herab in die Mundhöhle und bilden zwischen sich eine Einbuchtung in das Dach, welche im Querschnitt die Gestalt eines **T** hat (Textfig. 35, 37 u. 44 *daf*). Diese Dachfurche setzt sich nach hinten fort in den Schlund. Ihr Epithel ist zylindrisch und hat ovale, chromatinreiche Kerne. Das Plasma wird nach außen dunkler. Eine starke Kutikula mit Flimmerbelag überzieht es. Bei M. t. und G. c. fand ich im Dachepithel vereinzelte Schleimzellen. Über der Furche liegt ein starker Blutsinus der Aorta cephalica.



Textfig. 35. Photinula taeniata: Schematisierter Querschnitt durch die Öffnung der Mundhöhle. Obj. a_2, Ok. 2, Tub. = 160 mm.

Ein weiterer Längswulst bildet jederseits in der Wand des oberen Teiles der Mundhöhle eine Einstülpung, die beiden Buccaltaschen Amaudruts (Textfig. 35 und 37 *buc. t*). Sie haben dasselbe Epithel wie die Dachfurche. In sie münden die Ausführgänge der Speicheldrüsen (*spd*).

Haller (15) hat in der Mundhöhle Geschmacksbecher oder Sinnesknospen beschrieben. Sie werden von Tobler (64, p. 239) bei Parmophorus intermedius und von Fleure (72, p. 262) bei Haliotis tuberculata geleugnet. Trotzdem sie bei den Trochiden von Randles (73, p. 67) und Pelseneer (56, p. 50) bestätigt werden, habe ich sie nicht finden können.

Das Subradularorgan Hallers konnte ich ebensowenig wie Thiele (42) feststellen. Von Pelseneer (56, p. 50) wird es für alle Aspidobranchier bestritten.

Speicheldrüsen. Die Speicheldrüsen, auch Buccaldrüsen genannt, sind in einem Paar vertreten und als ektodermale Ausstülpungen des Munddarmes entstanden. Robert (61) bildet in einem Querschnitt von M. t. eine Reihe von Speicheldrüsengängen ab, sodaß es den Anschein hat, als wären diese verästelt. In Wirklichkeit ist die Speicheldrüse bei M. t. und G. c. ein einfacher kurzer Schlauch (Textfig. 37 *spd*) und nur bei Ph. t. verzweigt zu einer azinösen Drüse. Hierin stimmt also Ph. t. mit Pleurotomaria und der Untergattung Calliostoma (s. Randles 73, p. 52) überein.

Die Speicheldrüse mündet jederseits unter der Zerebralkommissur in den vorderen Abschnitt der Buccaltaschen. Nach Querschnitten bestimmte ich ihre Länge bei G. c. auf 0,45 mm, bei einer jungen M. t. auf 0,35 mm. Die einzelnen Schläuche erstrecken sich bei Ph. t. (Textfig. 35 *spd*) nach hinten über den Munddarm und enden da, wo sich der dorsale Teil des Kropfes nach vorne über den Ösophagus legt.

Das Drüsenepithel ist bei allen drei Arten übereinstimmend gebaut bis auf Kleinigkeiten und weicht bei Ph. t. in den Drüsengängen und dem Ausführkanal auch nicht ab. Die Drüsenzellen sind einerlei Art und zeigen keine verschiedenen Sekretionszustände. Die Kerne der Drüsenzellen (Taf. V, Fig. 6 *dr*) sind rund, bläschenförmig und basal gelegen, sie haben feines, wandständiges Chromatin und ein deutliches, großes Kernkörperchen. Das schaumige Protoplasma besitzt Wabenstruktur und ist mit Hämatoxylin blau, mit Bismarckbraun braun gefärbt, also schleimig. Bei Ph. t. sind die Drüsenzellen etwas kürzer und heller gefärbt. Zwischen den Drüsenzellen erkennt man vereinzelte Stützzellen (Taf. V, Fig. 6 *stz*) mit distalen dunklen Kernen. Die Zellen der Speicheldrüsengänge tragen keine Wimpern und gehen an der Mündung über in das Epithel der Buccaltaschen. Die Gänge der Speicheldrüse sind erfüllt von schleimigem Sekret in Form von Fasern oder Körnern.

Außen sind die Speicheldrüsengänge umhüllt von einer dünnen Bindegewebslage (Taf. V, Fig. 6 *bdg*) mit langen, dunklen Kernen. Um dieses zieht bei M. t. und G. c. noch ein schwacher Muskelring, der den Schlauch am Dache der Mundhöhle befestigt.

Kiefer. Die Kiefer sind paarig ausgebildet und liegen rechts und links an der Innenseite des Mundes. Sie fassen und zerbeißen die Nahrung und geben sie dann nach hinten an die Reibplatte zur Verkleinerung ab.

Bei M. t. und G. c. sind die Kiefer einfach platte Verdickungen der Kutikula und berühren sich am Munddach nicht. Unter ihnen liegt das sezernierende Epithel. Darin sondert jede einzelne der ziemlich niedrigen Zylinderzellen ein kutikulares Chitinstäbchen ab, das sich mit den benachbarten zu einem Mosaik kleiner Rhomben zusammenlegt. Die so entstandene Kieferplatte wird überzogen von einer dicken Kutikula. Das Bildungsepithel und die Chitinstäbchen gehen nach hinten und seitlich allmählich über in das Mundepithel. Die runden bis ovalen Kerne des Kieferepithels sind chromatinarm und liegen ungefähr in der Zellmitte. Die Chitinstäbchen sind gelb gefärbt, niedrig und nicht doppelbrechend.

Die Kieferplatten liegen auf zwei seitlichen Wülsten. Bei näherer Untersuchung erkennt man in diesen Knorpelgewebe, durchzogen von Muskelfasern. Abgesehen von den Muskelzügen stimmt dieses Gewebe mit dem des Zungenknorpels überein. Bei Trochus crassus haben Fleure und M. Gettings (81, p. 460) ein solches knorpeliges Stützpolster ebenfalls gefunden.

Die Kiefer von Ph. t. sind weit stärker ausgebildet (Taf. V, Fig. 9) und ragen mit ihrer Schneide frei in die Mundhöhle hinein (Textfig. 35 *kief*). Jeder Kiefer besteht, wie bei Trochus zizyphinus (s. Randles 73, Fig. 12), aus einer breiten Seitenplatte (*spl*) und einer schmalen Mittelplatte (*mpl*), die mit dem entsprechenden Teile der Gegenseite am Mundhöhlendach zusammenstößt. Am freien Rande sind die Kiefer gezähnt, und zwar an der Mittelplatte stärker (Taf. V, Fig. 9 *mpl*). Auch hier werden die einzelnen Stäbchen von bestimmten Zellen abgesondert. Das Bildungsepithel ist zylindrisch, schmale Zwischenräume trennen, wie Randles (73, Fig. 4) auch von Trochus zizyphinus abbildet, die einzelnen Zellen. Die Zellkerne sind rund bis oval, liegen basal und haben ein Kernkörperchen und deutliches Chromatin. Die gelben Chitinstäbchen sind weit höher als bei M. t. und G. c., strukturlos und stehen nicht senkrecht, sondern schräg auf den Epithelzellen

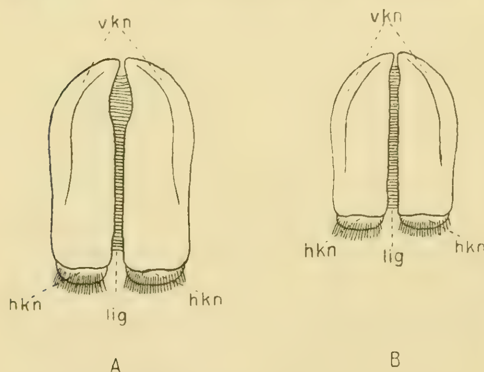
(Taf. V, Fig. 11 *chst*), etwa in einem Winkel von 60°. Außen sind sie von einer dicken Kutikula (cut_1) überzogen, diese reicht aber nicht bis zur Schneide, sondern läßt dort die Stäbchen frei, sodaß sie wie Zähnchen vorragen (Taf. V, Fig. 11 *chst*). Wie bei Parmophorus intermedius (s. TOBLER 64, p. 245) werden die Stäbchen nach dem freien Rande zu durch eine darunterliegende andere, nach vorne sich verdickende Kutikula vom Epithel getrennt (Taf. V, Fig. 11 cut_2). Dieses Epithel ist sehr hoch, besitzt langgestreckte Kerne und hat die trennende Kutikula abgesondert. Es ist anzunehmen, daß die nach der Schneide zu stehenden zahnartigen Stäbchen während des Wachstums von den absondernden Zellen nach vorne geschoben worden sind.

Die Kieferplatten von Ph. t. ruhen auf einem Polster von Bindegewebe und Muskulatur; Knorpelgewebe, wie bei M. t. und G. c., war darin aber nicht zu finden.

b) Der Schlundkopf.

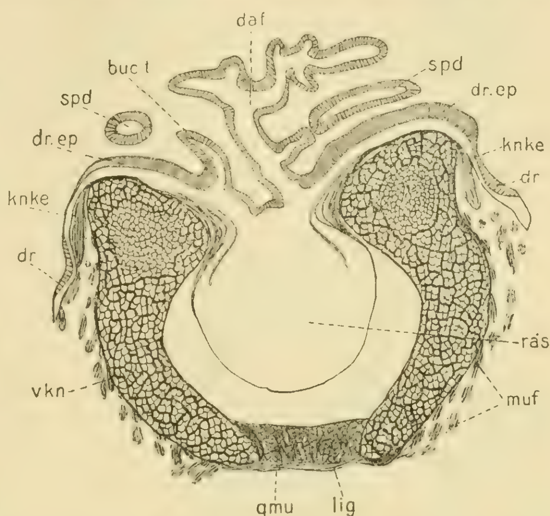
Von unten ragt in die Mundhöhle hinein der muskulöse Schlundkopf oder Pharynx („masse buccale" der Franzosen). Er besteht aus den Zungenknorpeln, den ansetzenden Muskeln und der aufliegenden Reibplatte oder Radula.

Zungenknorpel. Die Zungenknorpel zerfallen, wie AMAUDRUT (54, p. 57—58) auch von Turbo coronatus beschreibt, in ein größeres vorderes und ein kleineres hinteres Paar. Die beiden Vorderknorpel sind langgestreckt und an der Spitze frei (Textfig. 36, A. u. B *vkn*); nach innen laufen sie keilförmig zu und bilden zwischen sich eine Mulde, deren Boden gebildet wird durch ein die beiden Vorderknorpel an der Innenseite verbindendes Ligament (Textfig. 36, A u. B und 37 *lig*). Unter diesem liegt ein Quermuskel (*qmu*). Hinten enden die Vorderknorpel stumpf. Die Spitze und das stumpfe Hinterende sind durch das Ligament und den Quermuskel nicht beiderseits verbunden sondern frei.



Textfig. 36. Zungenknorpel von der Oberseite. A Monodonta turbinata. B Photinula taeniata. 6:1.

Die beiden Hinterknorpel (Textfig. 36, A u. B *hkn*) sind kleiner und abgerundet, sie liegen teils in der Verlängerung der Vorderknorpel, teils unter diesen. Auf der Unterseite hängen sie mit dem vorderen Paar durch ein Ligament zusammen. In der Lagerung der beiden Knorpelpaare macht sich auf Querschnitten (Textfig. 35 und 42 *vkn*) bei Ph. t. eine starke Asymmetrie bemerkbar, indem das linke Paar tiefer liegt als das rechte.



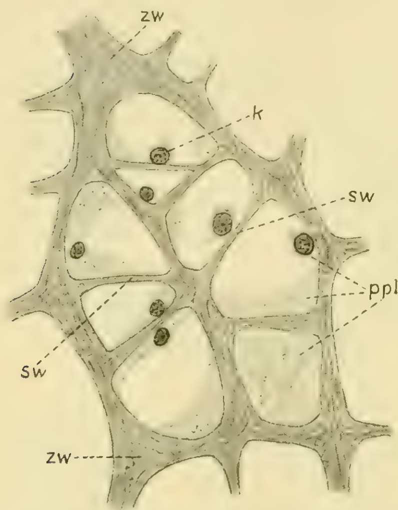
Textfig. 37. Monodonta turbinata: Querschnitt durch die vorderen Zungenknorpel mit Ligament und die Mundhöhle mit den Buccaltaschen und den beiden Speicheldrüsen. Obj. A, Ok. 2, Tub. = 160 mm.

Der feinere Bau des Zungenknorpels von M. t. und G. c. ist fast derselbe, wie bei der von Loisel (44) beschriebenen Form Buccinum undatum. Auf der Innenseite sind die Knorpel frei von ansetzenden Muskeln und hier erkennt man eine faserige Hüllmembran mit langen Kernen, das bindegewebige sog. Perichondrium. Darauf folgt eine dicke Knorpelhülle mit abgeplatteten Zellen, die nach innen Fortsätze senden. Die Knorpelzellen sind meist vier- oder fünfeckig und stehen in der Regel zu mehreren in Gruppen (Textfig. 38) zusammen, die nach Loisel (44) von Zellteilungen herrühren. Die Scheidewände (*sw*) zwischen den einzelnen Zellen sind dünn und zeigen wenig faserige Grundsubstanz eingelagert; sie sind stets zwei benachbarten Zellen gemeinsam. Zwischen den einzelnen Gruppen aber sind die Scheidewände durch reichlich eingelagerte Grundsubstanz verdickt (Textfigur 38 *sw*) und lassen in den Zwickeln, wie nach Nowikoff (94) und Schaffer (96) bei Haliotis, Wabenbau erkennen.

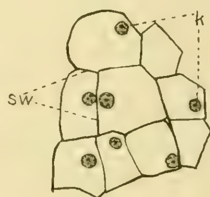
In Querschnitten (Textfig. 37 *knke*) sieht man, daß die Zellen im Kerne der beiden Vorderknorpel gegenüber den Randzellen sich auszeichnen durch ihre dünnen Scheidewände, in die keine Grund-

substanz eingelagert ist (Textfig. 39 *sw*). Nach hinten hören diese dünnwandigen kleineren Zellen des Knorpelkernes auf.

Erfüllt sind die Knorpelzellen von einem nach Behandlung mit Hämatoxylin und van Gieson-Gemisch blau bis rosa gefärbten meist wandständigen Protoplasma (*ppl*) von anscheinend feinkörniger Struktur. Die runden Kerne (Textfig. 38 u. 39 *k*) nehmen den Farbstoff so stark an, daß ich nur selten ein Kernkörperchen scharf unterscheiden konnte, und sind in der Regel wandständig.



Textfig. 38. Monodonta turbinata: Gruppe von Knorpelzellen aus den vorderen Zungenknorpeln. Imm. $\frac{1}{12}$, Ok. 2, Tub. = 160 mm.



Textfig. 39. Monodonta turbinata: Knorpelzellen ohne Zwischensubstanz aus dem Zungenknorpel. Imm. $\frac{1}{12}$, Ok. 2, Tub. = 160 mm.

Die Knorpelzellen von Ph. t. entsprechen ungefähr den dünnwandigen Zellen des Knorpelkernes (Textfig. 39) von M. t. und G. c. Die Zellwände sind aber noch weit dünner und werden nur nach dem Rande zu dicker, bis sie schließlich in die Hüllmembran übergehen. Der Zellkern ist meist in der Zellmitte, darum liegt das Protoplasma. Häufig konnte ich bei Ph. t. Kernteilungen beobachten, ohne aber feststellen zu können, ob es sich um indirekte oder direkte handelt. Bei Zellteilungen schiebt sich eine ganz feine Wand einwärts, die später durch Einlagerung von Grundsubstanz dicker wird und die beiden neuen Zellen trennt. Die jungen Kerne stehen zunächst noch nahe der Scheidewand und rücken erst später in die Mitte.

Die Frage, ob das Gewebe des Zungenknorpels als echtes Knorpelgewebe wie bei Wirbeltieren aufzufassen ist, wird noch umstritten. Nowikoff (86, p. 169) äußert sich darüber folgendermaßen: „Nebenbei möchte ich bemerken, daß das Verhalten des Zellplasmas und der Grundsubstanz im Knorpel von Haliotis

tuberculata zu einigen Farbstoffen gerade umgekehrt von demjenigen im Wirbeltierknorpel ist. So färbt sich das Plasma des Subradularknorpels nach der Behandlung mit Bleu de Lyon und Bismarckbraun braun und die Grundsubstanz blau. Dieser Umstand deutet darauf hin, daß hier nicht die Grundsubstanz, wie bei Wirbeltieren, sondern das Zellplasma mukoidhaltig, die Grundsubstanz dagegen mehr kollagenhaltig ist.“ Dieselben Farbreaktionen erhielt ich auch bei Trochiden. In seiner jüngsten Arbeit (94) behauptet NOWIKOFF, daß Mollusken, Arthropoden und Würmer auch echtes Knorpelgewebe besitzen. Nach SCHAFFER (80) nähert sich das Gewebe des Zungenknorpels von Haliotis morphologisch und färberisch dem echten Knorpelgewebe der Wirbeltiere. In seiner zweiten Arbeit (96) leugnet er aber gegenüber NOWIKOFF entschieden echtes Knorpelgewebe bei Gastropoden und bezeichnet es als chondroides blasiges Bindegewebe, das funktionell echtem Knorpelgewebe nahesteht und durch genetische Übergänge damit verbunden ist. SCHAFFER (96) unterscheidet vier Stufen von Knorpelgewebe im Zungenknorpel; im Aussehen entspricht ungefähr das Gewebe im Stützpolster der Kiefer von M. t. und G. c. der Textfig. A, das Zungenknorpelgewebe von Ph. t. der Textfig. B und von M. t. und G. c. der Textfig. C bei SCHAFFER.

Die Zellen des Ligaments bestehen aus fibrillärem Bindegewebe, nahe am Knorpel erweitern sie sich aber blasig. Die Zellwände sind dünn. Das Protoplasma ist nach Behandlung mit Hämatoxylin und VAN GIESON-Gemisch bläulich bis rosa gefärbt.

Schlundkopfmuskulatur. In den Hauptzügen findet man die Muskulatur des Schlundkopfes der Trochiden schon von AMAUDRUT (54) geschildert. Erwähnt ist schon die Querstreifung der Schlundkopfmuskulatur. Eine eingehende Untersuchung aller einzelnen Züge ist nur bei den größeren Arten der Gattung Trochus möglich. Immerhin konnte ich schon auf makroskopischem wie mikroskopischem Wege folgende Hauptrichtungen unterscheiden:

1. Quermuskeln zwischen beiden Knorpelseiten.
2. Längsmuskeln zwischen Vorder- und Hinterknorpel.
3. Muskeln zwischen Zungenknorpel und Radulamembran, schräg nach oben ziehend.
4. Strecker und Beuger zwischen Zungenknorpel bzw. dem ganzen Schlundkopf und der Munddarmwand.

Wichtig ist der querverlaufende Verbindungsmuskel zwischen den beiden Vorderknorpeln. Darunter liegen die Beugemuskeln. Die Streckmuskeln zerfallen in obere und untere.

Radula. Die Reibplatte oder Radula liegt auf dem Schlundkopf und setzt sich an seinem Vorderende noch ein Stück nach unten fort in die Sublingualfalte. Nach hinten senkt sie sich ein in eine Radulascheide, die nach den Untersuchungen von Bloch (47) bei Paludina vivipara als Einstülpung des Ektoderms gebildet wird. Die Radulascheide ist vorne weit (Textfig. 42 *ras*), sodaß sich die Reibplatte in der Tätigkeit nach den Seiten flach ausbreiten kann; hinten ist sie dagegen im Querschnitt (Textfigur 43 u. 44 *ras*) rund oder oval.

Bei M. t. und G. c. liegt die Radulascheide eingebettet zwischen den beiden Vorderknorpeln (Textfig. 37 u. 44 *ras*), wie dies Amaudrut (54) für alle Diotokardier angibt; weiter hinten zieht sie unter dem Schlund (Textfig. 43 u. 44 *ras*) schräg nach rechts über den rechten Knorpel, biegt außen an der Schlundwand aufwärts und legt sich dann über den Vorderdarm. Bei allen drei Formen ist die Radulascheide am Hinterende gespalten in eine doppelte Wurzel; diese reicht bei M. t. und G. c. bis auf die linke Seite herüber (Textfig. 31 u. 32 *ras*). Die Radulatasche macht also eine Drehung von etwa 180°.

Wie die beiden Zungenknorpel, so ist auch die Reibplatte bei Ph. t. unsymmetrisch gelagert. Vorne ruht sie nämlich nur auf dem linken Vorderknorpel (Textfig. 35 u. 42 *ras*), senkt sich also nicht ein in die von beiden gebildete Mulde. Mit dem rechten Knorpel kommt sie gar nicht in Berührung.

Die Radulatasche ist gebildet von einem einschichtigen Epithel mit runden bis ovalen Kernen. Außen ist sie umgeben von einer dünnen membranösen Bindegewebslage, an die feinere Muskeln ansetzen.

Die Länge der Radula bestimmte ich bei M. t. auf etwa 15 mm, bei G. c. auf 8—10 mm und bei Ph. t. auf 8 mm.

Die Zähne der Reibplatte ruhen auf einer Basalmembran, diese ist schwach rosa gefärbt in Hämatoxylin und van Gieson-Gemisch; sie biegt jederseits nach oben auf (Textfig. 43 u. 44 *basm*). In Vertiefungen der Basalmembran sitzen die größeren Zähne. Die Zähne sind in stets gleicher Anzahl in hintereinanderstehenden Querreihen angeordnet. Diese Querreihen sind nicht gerade, sondern halbkreisförmig und in zwei nach hinten verlaufende Flügel ausgezogen.

Wir unterscheiden dreierlei Arten von Radulazähnen: den Mittel- oder Rhachiszahn (Rachis), die Seiten- oder Lateralzähne (Pleurae) und die Rand- oder Marginalzähne (Uncini). Da meine Befunde mit TROSCHEL-THIELE (4) nicht allgemein übereinstimmen, so muß ich eine nähere Beschreibung des Radulabaues hier folgen lassen.

Bei G. c. zählte ich in jeder Querreihe 1 Mittelzahn und jederseits 5 Seitenzähne und 150—170 Randzähne. Die Zahnformel lautet daher:

$$\overset{\infty}{150-170}\qquad 5\qquad 1\qquad 5\qquad \overset{\infty}{150-170}.$$

Schon bei JOHNSTON (2, p. 362, Fig. 63[2] *F*) findet man eine brauchbare Abbildung der Radulazähnchen. Der Mittelzahn (Textfig. 40 A_1 *mz*) besteht aus einer Platte und einem auf einem Halse sitzenden hakenartigen Kopf. Der nach hinten gerichtete Rand des Kopfes ist gekerbt und besitzt 7 feine Zähnchen. Der Hals setzt sich in Gestalt einer Leiste nach unten in die Platte noch ein Stück fort. Die 5 Seitenzähne (Textfig. 40 A_1 *sz*) sind in der Form verschieden und werden nach dem Rande zu schmäler. Im Aussehen dieser Seitenzähne herrscht zwischen G. c. und Trochus lineatus (s. RANDLES 73, Fig. 19) große Übereinstimmung. Am gezähnten Kopfe sitzt ein nach hinten gerichtetes größeres Häkchen, das nach den Seiten hin länger wird. Auf dem Mittelzahn (Textfig. 40 A_2 *mz*) und den Seitenzähnen sah ich schwarze Pigmentpunkte. Die Zahl der Randzähne liegt zwischen 150 und 170, einen bestimmteren Wert kann ich nicht angeben. Nach den Seitenzähnen zu sind sie stärker (Textfigur 40 A_1 *rz*). Jeder Randzahn trägt einen nach hinten gewendeten kräftigen Haken.

Für M. t. lautet die Zahnformel:

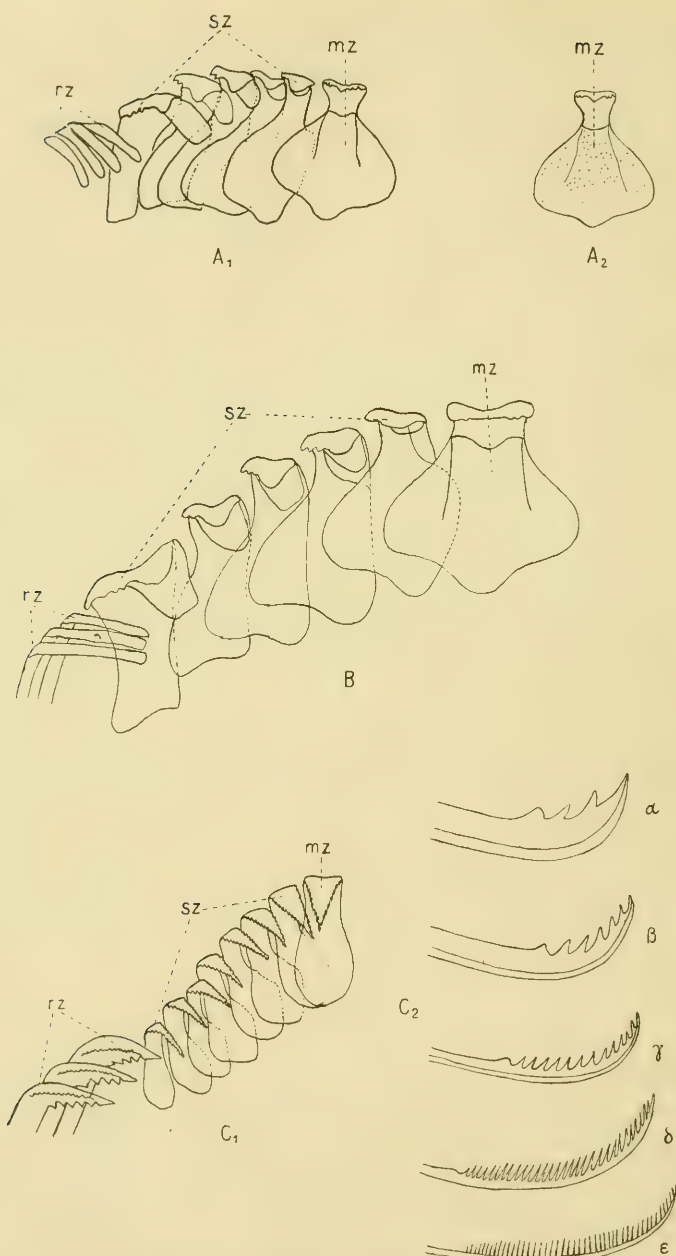
$$\overset{\infty}{150-200}\qquad 5\qquad 1\qquad 5\qquad \overset{\infty}{150-200}.$$

Die Radulazähnchen (Textfig. 40 B) ähneln denen von G. c. Die Bestimmung der Randzähne ist wegen ihrer engen Stellung sehr erschwert. ROBERT (61) bildet die Radula richtig ab.

Ein ganz anderes Bild bietet die Radula von Ph. t. Die Zahl der Seitenzähne ist 7, der Randzähne 45, sodaß die Zahnformel heißt:

$$\overset{\infty}{45}\qquad 7\qquad 1\qquad 7\qquad \overset{\infty}{45}.$$

Mittelzahn und Seitenzähne laufen, wie unsere Abbildung (Textfig. 40 C_1 *mz*, *sz*) zeigt, nach oben spitz zu und haben



Textfig. 40. Radulazähne: A_1 Mittleres Stück aus einer Radulaquerreihe von Gibbula cineraria. A_2 Mittelzahn von Gibbula cineraria. B Mittlere Radulazähne von Monodonta turbinata. C_1 Mittlere Radulazähne von Photinula taeniata. C_2 Verschiedene Randzähne von Photinula taeniata. Obj A, Ok. 4, Tub. = 160 mm.

an den Seitenrändern viele feine Einkerbungen, sodaß sie ungefähr dasselbe Aussehen wie bei Trochus zizyphinus und Trochus granulatus (s. RANDLES 73, Fig. 20 u. 21) bieten. Allerdings zeichnet sich der innerste Randzahn nicht durch besondere Größe aus, wie bei diesen Arten. Die Randzähne sind nur auf der Innenseite mit tiefen Kerben versehen (Textfig. 40 C_2); zu innerst (α, β) sind sie breit und haben nur wenige Zacken, nach dem Rande der Reibplatte zu werden sie schmäler, die Zacken zahlreicher und spitzer (γ, δ), ganz am Rande schließlich erhalten sie durch viele feine Zäckchen das Aussehen eines Kammes (ε).



Textfig. 41. Monodonta turbinata: Längsschnitt durch die Radulawurzel, aus mehreren Schnitten kombiniert. Obj. D, Ok. 2, Tub. = 120 mm.

Die Bildung der Radula geschieht hinten in den beiden Radulawurzeln, zwischen denen sich ein Bindegewebspfropf aus Faserzellen findet. Meiner Beschreibung liegen die Verhältnisse von M. t. zugrunde. In der Radulawurzel erhebt sich ein Polster (Textfig. 41 *od*) von hohen Zylinderzellen, die „Odontoblasten" RÖSSLERS oder „Matrixzellen" BLOCHS. Das ganze Polster ist erfüllt von vielen chromatinreichen, dunkelgefärbten Kernen und läßt nur undeutliche Zellgrenzen erkennen. Die Odontoblasten haben, wie schon BLOCH (47) bei Paludina vivipara berichtet, ein dunkles, stark färbbares, faseriges Protoplasma und

sondern die Zähne der Reibplatte ab. Wie ich deutlich sehen konnte, war der in Bildung begriffene Zahn (*zch*) durch viele mit Hämatoxylin und van Gieson-Gemisch rosa gefärbte Sekretionsstränge (*sek*) noch mit den Odontoblasten verbunden.

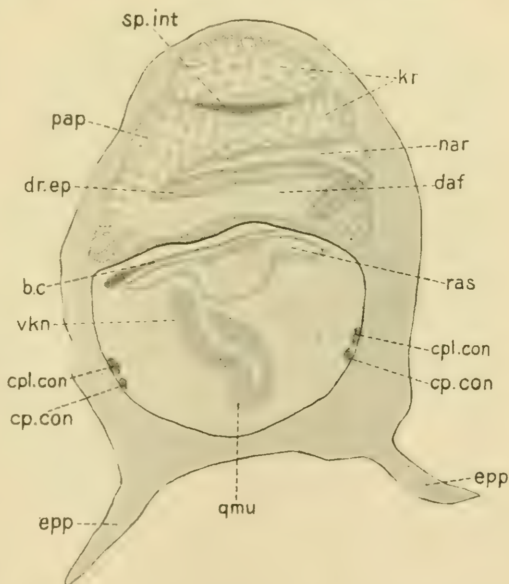
Rössler (21) hat behauptet, daß die Odontoblasten in ebensovielen Gruppen ständen, wie Zähne in einer Querreihe liegen. Diese Angabe glaube ich nach einem anders geführten Schnitte bestätigen zu können, denn ich fand die Kerne ganz eigentümlich fächerförmig angeordnet, während allerdings die Zellgrenzen unsichtbar blieben, und zwischen ihnen einen mit langen Protoplasmafasern erfüllten Raum, der sich nach den Zähnen zu ererweiterte. Jedem solchen Fächerteil entsprach ein Zähnchen, und ich konnte deutlich beobachten, daß die gerade erst gebildeten Zähne noch durch Sekretionsstränge mit ihrer Odontoblastengruppe zusammenhingen.

Der untere Abschnitt des Odontoblastenpolsters besteht aus den Matrixzellen (*mat. basm*) der Basalmembran (*basm*). Diese unterscheiden sich von den Odontoblasten selbst durch ihre hellere Plasmafärbung und ihre weniger dichtstehenden, schwachgefärbten, großen runden Kerne mit deutlichem Kernkörperchen. In der Gestalt sind sie hochzylindrisch. Weiter nach vorne gehen diese Zellen über in das hochzylindrische Bodenepithel (*bas. ep*) der Radulascheide. Es ist gekennzeichnet durch längliche, ziemlich basal gelegene, chromatinreiche Kerne und distal stärkere Färbung des Protoplasmas. Die Basalmembran lag ihren Matrixzellen nicht unmittelbar auf, sondern war etwas abgehoben, aber durch zahlreiche, feine Sekretionsstränge (*sek*) mit ihnen verbunden. Derartige Stränge führten auch noch zu dem Bodenepithel. Die Basalmembran ist meist heller gefärbt als die Zähne, aber anscheinend, wie Bloch (47) richtig sagt, dieselbe Bildung und von Anfang an mit ihnen verkittet. Odontoblasten, Matrixzellen der Basalmembran und Bodenepithel der Radulascheide gehen allmählich ineinander über und deshalb mag Bloch (47) mit seiner Vermutung Recht haben, daß die Odontoblasten, nachdem sie sich durch mehrfache Zahnbildung erschöpft haben, oben und unten nach vorne wandern und erneuert werden.

Nach oben setzt sich das Odontoblastenpolster fort in das Dachepithel (*d. ep*) der Radulascheide. Die Zellgrenzen sind auch hier sehr undeutlich, der Zellinhalt ist aber weit heller. Die Kerne sind reich an Chromatin und haben ein Kernkörperchen. Das Dachepithel hängt in Form von Zäpfchen (*pap*) herab und

senkt sich zwischen die einzelnen Zähne, indem es sie umhüllt, die Lücken dazwischen ausfüllt und sich ihrer Form möglichst anpaßt. Diesen Zäpfchen wird von Rössler (21), Bloch (47) und Sollas (83) eine besondere Bedeutung zugesprochen: sie sollen nämlich die Zähnchen mit einer Schmelzschicht (Emaille) überziehen. In der Tat sah ich von den Zellen der Zotten feine Sekretstränge (*sek*) zu den Zähnen gehen, die aber nicht nur deren Ober-(Vorder-)seite, wie Bloch (47) annimmt, sondern auch die Unterseite berührten. Zwischen Schmelz und Zahnsubstanz ist insofern ein Unterschied, als der Zahnkern das Licht polarisiert, der Schmelz aber nicht, wie auch Rössler (21) angibt. Auch an dem Ausbau der Basalmembran scheinen sich die Zäpfchen zu beteiligen, wie nach Bloch (47) bei Paludina vivipara, denn manchmal hingen sie bis zur Basalmembran hinab und standen mit ihr durch Sekretionsstränge in Verbindung.

Nach den Untersuchungen von Sollas (83) besteht die Reibplatte der Trochiden aus einer organischen Grundmasse von Chitin, die durch eine oberflächliche Lage von Kalzium, Eisen und Phosphorsäure erhärtet ist; Kieselsäure fehlt.



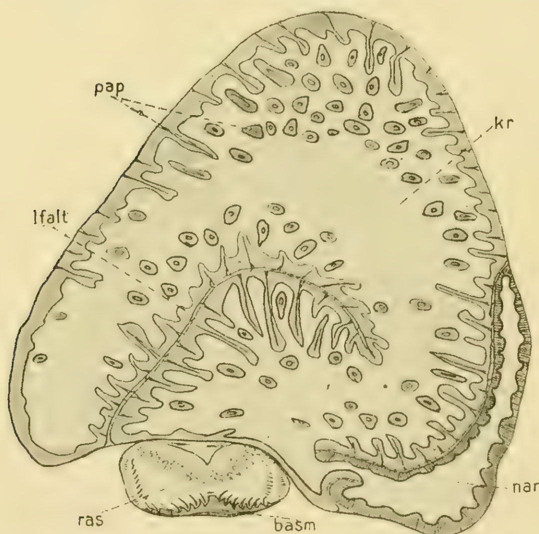
Textfig. 42. Photinula taeniata: Querschnitt durch den Kopf an der Stelle, wo er sich vom Munddarme abzweigt. Aus mehreren Schnitten kombiniert und etwas schematisiert. Obj. a_2, Ok. 2, Tub. = 160 mm.

c) Der Schlund.

Der Schlund oder Ösophagus beginnt am hinteren Ende der Mundhöhle über dem Schlundkopf. Er ist bei den hier beschriebenen drei Arten so verschieden gebaut, daß eine getrennte Betrachtung nötig ist.

Bei Ph. t. sondern sich jederseits vom Schlunde ungefähr an der Stelle, wo die Buccalkommissur unter diesem hinzieht (Textfig. 35 *buc. t*), die beiden Schlundtaschen oder -säcke

ab. Diese bleiben aber nicht getrennt, sondern vereinigen sich hinten zu dem geräumigen Kropf (Textfig. 42 *kr*). Ein Teil des Kropfes legt sich nach vorne noch ein Stück über die Speiseröhre (*oes*). Der Supraintestinalnerv (*sp. int*) kreuzt ziemlich weit vorne über den Kropf und verursacht einen tiefen Einschnitt (Textfig. 32 *sp. int*). Die schon erwähnte Dachfurche der Mundhöhle behält ihr eigenes Epithel bei und zieht an der linken Seite hinab zum Boden des Kropfes nach hinten. Sie bildet so eine nach oben offene Rinne (Textfig. 42 u. 43 *nar*), in der die Nahrung weitergeführt wird in den hinteren Teil des Schlundes. Noch weiter hinten wendet sich diese Rinne am Boden des Kropfes da, wo dieser zu Ende geht, nach rechts und geht über in den hinteren engen Teil der Speiseröhre, der zum Magen zieht und in dessen hinteren Abschnitt von unten her eindringt (Textfig. 17 u. 32 *oes*). Das enge Stück des Schlundes war von Längsfalten durchzogen, deren schlechte Erhaltung aber keine feineren Untersuchungen zuließ.



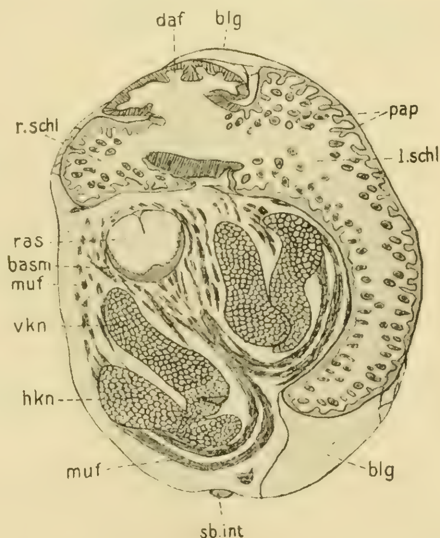
Textfig. 43. Photinula taeniata: Querschnitt durch den hinteren Teil des Kropfes und Schlundes. Obj. a_2, Ok. 4, Tub. = 160 mm.

Betrachten wir einen Querschnitt des Kropfes, so sehen wir die Höhlung durch eine starke Längsfalte (Textfig. 43 *lfalt*) geteilt. Diese schiebt sich vorne zunächst von der Unterseite in das Innere vor, weiter hinten aber zieht sie an der rechten Wand herauf und ragt schließlich von der Dachwand herab in den Hohlraum. Die so zum Ausdruck gekommene Drehung des ganzen Kropfes, die sich ja auch im Verlauf der Dachfurche von oben nach unten an der rechten Wand zeigt, beträgt fast 180°.

Die Wände des Kropfes und der Längsfalte sind ausgekleidet von zahlreichen unverzweigten Zotten oder Papillen (Textfig. 42

und 43 *pap*). Bei näherer Untersuchung lassen diese im Innern einen feinen Blutkanal erkennen (Taf. V, Fig. 5 *blg*), der von schwachem Bindegewebe (*bdg*) gebildet wird. Derartige Zotten haben auch Wegmann (17, p. 306—307) bei Haliotis tuberculata und Woodward (65) bei Pleurotomaria Beyrichii beschrieben. Die ohne Zweifel drüsigen Epithelzellen (*ep*) der Papillen zeigen keine Flimmer. Das Plasma scheint kaum Farbe anzunehmen, durch Hämatoxylin und van Gieson-Gemisch wurde es hellbraun gefärbt. Ebenso schwach waren die ovalen Kerne gefärbt, die neben einem blassen Kernkörperchen auch etwas Chromatin erkennen ließen.

Gleich am Anfang des Schlundes von G. c. öffnen sich jederseits die Schlundtaschen. Von diesen überwiegt die linke (Textfig. 44 *l. schl*) derart, daß sie bis unter den Zungenknorpel sich infolge der Drehung des ganzen Ösophagus erstreckt, während die rechte nur schwach ausgebildet ist. Zwischen den beiden Schlundtaschen verläuft die Dachfurche (Textfig. 44 *daf*) der Mundhöhle und behält ihr eigenes Epithel bei bis zur Kreuzung des Supraintestinalnerven über den Schlund, dort geht sie in den Kropf über und verliert ihre Selbständigkeit.



Textfig. 44. Gibbula cineraria: Querschnitt durch den Ösophagus mit den beiden Schlundtaschen und die Zungenknorpel. Obj. a_2, Ok. 2, Tub. = 160 mm.

Der Kropf ist entstanden durch die Vereinigung der beiden Schlundtaschen und schwächer entwickelt als bei Ph. t. Die Wände der Schlundsäcke und des Kropfes sind wieder übersät mit Zotten (Taf. V, Fig. 13); diese sind aber im Gegensatz zu Ph. t. verzweigt und enthalten in ihrem Innern einen weiteren Blutkanal (*blg*). Das körnige Protoplasma des Zottenepithels gab mit Bismarckbraun eine schwache Braunfärbung, woraus sich wohl die Drüsennatur ergibt. Die ovalen Kerne liegen ziemlich basal.

Am Ende öffnet sich der Kropf auf der Unterseite in den hinteren, engen Teil der Speiseröhre. Dieser zieht unter dem Boden der Mantelhöhle an der rechten Seite weiter und tritt von unten ein in den hinteren Abschnitt des Magens (Textfig. 31 u. 32 *oes*). Sein Epithel ist in Längsfalten gelegt, wie sie Tobler (64. Taf. XIV, Fig. 27) auch von Parmophorus intermedius abbildet, trägt Flimmer, ist zylindrisch und häufiger von Becherzellen unterbrochen. Das Plasma ist nach außen dunkler gefärbt.

In dem feineren Bau schließt sich M. t. fast genau an G. c. an. Eine nähere Beschreibung der Schlundtaschen und ihrer Drehung ist mir durch Roberts (61) Abbildungen und Untersuchungen, die ich bestätigen kann, erspart.

d) Der Magen und die Mitteldarmdrüse.

Magen. Der Magen ist als einfache Erweiterung des Darmkanales (Textfig. 31 u. 32 *ma*) aufzufassen und liegt unter und

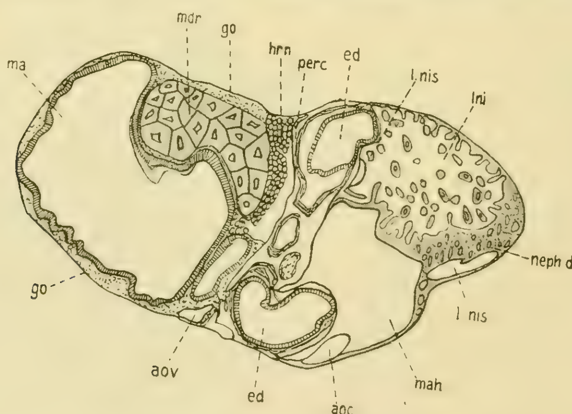


Fig. 45. Monodonta turbinata: Querschnitt durch den hinteren Teil der Eingeweide. Obj. a_2, Ok. 2.

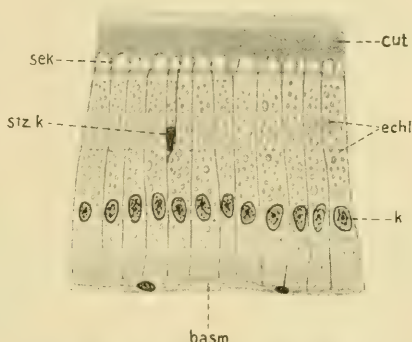
hinter der rechten Niere zu Beginn der ersten Eingeweidewindung. Teilweise ist er eingebettet in die Mitteldarmdrüse (Textfig. 24 u. 45 *ma*). Randles (73) unterscheidet eine vordere Ösophageal- und eine hintere Intestinalkammer. Bei M. t. und G. c. setzt sich der Magen nach hinten fort in ein Spiralcaecum (*caec*) mit fünf Windungen. Ein solches Caecum fehlt Ph. t.

An der Eintrittsstelle des Schlundes springen zwei Falten in den Magen vor, die in das Caecum führen und zwischen sich eine Caecalgrube bilden. Diese entspricht wohl der Flimmerrinne Hallers, hat nur niedriges Epithel und nimmt die Gallen-

gänge der Mitteldarmdrüse auf. Auch die Caecalgrube ist bei Ph. t. nicht vorhanden.

Die Magenwand von M. t. und G. c. ist, wie bei Haliotis tuberculata, von zahlreichen Rillen durchzogen.

Den feineren Bau der Magenwand hat schon Randles (73, p. 54 u. Fig. 46) beschrieben und von Trochus lineatus abgebildet. Das Magenepithel besteht aus hohen Zylinderzellen, deren ovaler Kern etwas unter der Zellmitte (Textfig. 46*k*) gelegen ist und in dem dichten Chromatin häufiger ein Kernkörperchen erkennen läßt. Diese Zellen scheiden nach außen eine dicke Kutikula ab (*cut*), die häufiger in eine helle Außenzone und eine dunkle Innenzone zerfällt. Wenn aber Randles (73, p. 54) sagt, daß der obere Teil der Zellen unmittelbar unter der Kutikula gestreiftes Aussehen hat, so muß ich dies dahin berichtigen, daß dieser Teil schon außerhalb der Zelle liegt und der Kutikula angehört. Die Streifen sind Sekretionsstränge (*sek*), welche vom Epithel zur Kutikula verlaufen. In gewissen Abständen findet man zwischen den Zylinderzellen eingestreut vereinzelte, nach unten faserförmig auslaufende Zellen (*stz. k*) mit keilförmigem, dunklem Kern, der schon oberhalb der Zellmitte des benachbarten Epithels liegt. Diese Zellen halte ich für Stützzellen. Das ganze Magenepithel ruht auf einer bindegewebigen Basalmembran (*basm*). Das Magenepithel und seine Kutikula sind nicht durchweg von gleicher Dicke. An zwei nebeneinanderliegenden Stellen erhebt sich die Kutikula zu größerer Höhe in Gestalt von Leisten, die zwischen sich die schon erwähnte Caecalgrube bilden. Auf unserem Querschnitt erscheinen diese als zwei hornartige Gebilde (Textfig. 47 *cut*). Als eine Kutikularbildung ist auch ein von der Wand ins Mageninnere weit vorspringender Zapfen bei G. c. aufzufassen.



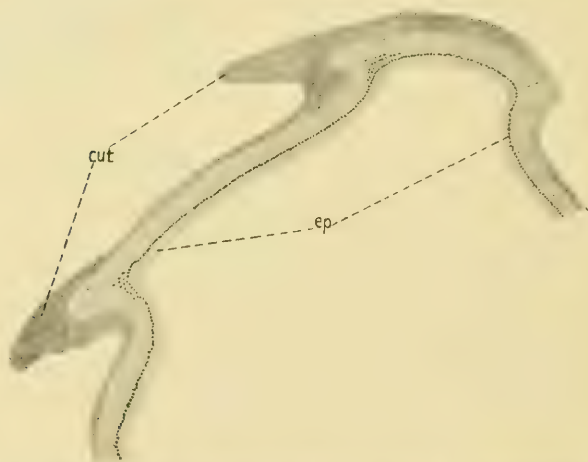
Textfig. 46. Monodonta turbinata: Schnitt durch das Magenepithel. Imm. $\frac{1}{12}$, Ok. 2, Tub. = 160 mm.

Die Epithelzellen der Magenwand enthalten hauptsächlich in ihrem distalen Teile kleine grüne Körperchen (*echl*), die Randles (73, p. 54) für Enterochlorophyll hält. Bieder-

MANN (88) berichtet aber, daß dieses „tierische Chlorophyll“ nach den Untersuchungen von DASTRE und FLORESCO von Pflanzennahrung herrührt.

Das Epithel des blindsackartigen Caecums weicht durch seine weit dünnere Kutikula und den Besitz von Flimmern vom Magenepithel ab. Die Kerne liegen basal.

Die schlecht erhaltenen Epithelzellen der Magenwand von Ph. t. waren sehr hoch und zeigten ziemlich langgestreckte, chromatinreiche, unter der Zellmitte liegende Kerne. Zwischen den einzelnen Zellen waren oft schmale Lücken. Das Plasma war distal dunkler und enthielt kein Enterochlorophyll. Bei näherer Untersuchung erkannte ich, daß die Kutikula aus einzelnen



Textfig. 47. Monodonta turbinata: Schnitt durch die Magenwand mit zwei die Caecalgrube einschließenden kutikularen Leisten. Obj. A, Ok. 2, Tub. = 160 mm.

Stäbchen besteht, die aus jeder Zelle ausgeschieden sind. Diese stehen unmittelbar auf ihren Bildungszellen und sind untereinander durch hellere Kutikulamassen verbunden.

Mitteldarmdrüse. Die Mitteldarmdrüse, auch Leber oder Verdauungsdrüse genannt, besteht, wie FISCHER (40) nachgewiesen hat, aus zwei unsymmetrischen Abschnitten, einem linken größeren Hinter- und einem rechten kleineren Vorderlappen. Dieser paarigen Anlage entsprechend hat sie bei M. t. und G. c. zwei Mündungen in die Caecalgrube des Magens. Bei Ph. t. fand ich nur eine

Mündung. Die Mitteldarmdrüse besteht aus zahlreichen Drüsenschläuchen, die in ihrer Gesamtheit äußerlich als braune Masse erscheinen. Eine dünne Bindegewebslage (Taf. V, Fig. 10 *bdg*) mit langen, dunklen Kernen umzieht die einzelnen Schläuche. Zwischen den Drüsenschläuchen sieht man häufig LEYDIGsche Plasmazellen und Spalträume, in denen das Blut kreisen kann.

Die Drüsenschläuche münden in die gemeinsamen Gallengänge. Erfüllt sind diese von Lebersekreten. Das Epithel der Gallengänge ist zylindrisch, hat basale, runde, schwachgefärbte Kerne und scheidet eine dicke Kutikula mit Flimmerbelag aus; an der Mündung geht es ohne scharfe Grenze in das Epithel der Caecalgrube über.

Im Querschnitt erkennen wir in jedem Drüsenschlauch einen meist drei- oder viereckigen Exkretionskanal (Taf. V, Fig. 10 *kan*), der die Exkretionsballen der Leberzellen aufnimmt. Die Wand des Schlauches wird von zwei Zellarten gebildet, die ich aber mit den Beschreibungen von FRENZEL (19, 23, 43) nicht recht in Übereinstimmung bringen kann. Die eine Art von Zellen, die ich nach BIEDERMANN (57 u. 88) Resorptionszellen (BARFURTHS Leberzellen, FRENZELS Körnerzellen) nennen will, ist hochzylindrisch, oben wie unten gleichbreit und am häufigsten. Die zweite Art von Zellen steht nur in den Winkeln und Ecken der Kanäle, also an Stellen, wo weniger Platz ist. Demzufolge sind sie zusammengepreßt und laufen nach dem Hohlraum spitz zu, ohne ihn stets zu erreichen. Wegen ihrer kegelartigen Gestalt will ich sie Keulenzellen nennen, ohne damit auch zu sagen, daß sie ihrem Inhalt und ihrer Funktion nach mit FRENZELS Keulenzellen übereinstimmen müssen.

Die Resorptionszellen von M. t. und G. c. liegen dicht nebeneinander und haben verschiedene Höhe (Taf. V, Fig. 10 *resz*). Ihr distales Ende ist meist abgerundet. Die Außenseite ist von einer Kutikula überzogen, auf der ich mehrfach kleine Flimmer gesehen zu haben glaube; doch war mein Material nicht gut genug erhalten, um ein durchgehendes Flimmerkleid feststellen zu können. Die runden Kerne waren ziemlich basal gelegen, sie ließen keine deutliche Struktur erkennen. Als wichtigsten Bestandteil enthalten die Resorptionszellen helle Vakuolen, in denen ein oder mehrere Sekretballen liegen. Solche Vakuolen sind in einer Zelle meist zu zwei bis drei, seltener zu vier oder gar fünf vertreten. Die runden Sekretballen wurden

in VAN GIESON-Gemisch braun, in Hämatoxylin blau und in Bismarckbraun hellgelb gefärbt, am Rande nahmen sie die Farbe stärker an als in der Mitte. Im Inneren der Sekretballen liegen etwa 10 dunkle Granula, deren Struktur ich auch mit Ölimmersion nicht weiter auflösen konnte. Außer den sekrethaltigen Vakuolen findet man in den Zellen noch zahlreiche kleine Körner, die distal dichter und feiner werden, sodaß dieser Teil der Zelle dunkler erscheint. Sie werden im VAN GIESON-Gemisch gelb, in Bleu de Lyon blau gefärbt.

Die Resorptionszellen von Ph. t. zeigen im Bau einige Abweichungen. Der Kern liegt nicht basal, sondern nur wenig unterhalb der Zellmitte; er hat unregelmäßige Gestalt, ist reich an Chromatin und ziemlich dunkel gefärbt. Das körnige Plasma ist mit VAN GIESON-Gemisch braunrot gefärbt und wird nach dem Lumen zu dunkler; zwischen dem Kern und der Basis der Zelle wird es auffallend hell und besteht nicht aus Körnern, sondern aus zarten, hellen Plasmasträngen. Vakuolen fand ich nicht in den Resorptionszellen von Ph. t., wohl aber in Hämatoxylin blaugefärbte Sekretklumpen.

Die in den Ecken der Drüsenschläuche stehenden Keulenzellen (Taf. V, Fig. 10*kcz*) unterscheiden sich bei M. t. und G. c. schon auf den ersten Blick durch ihre dunklere Farbe. Durch VAN GIESON-Gemisch werden sie braun, durch die Dreifachfärbung Boraxkarmin-Bismarckbraun-Bleu de Lyon dunkelrot gefärbt. An der Basis liegt der große, fast die ganze Breite der Zelle einnehmende dunkle Kern mit einem dicken Kernkörperchen; eine weitere Kernstruktur oder Kernteilungsfiguren konnte ich darin nicht erkennen. Die Zellen haben eine deutliche gemeinsame Kutikula ohne Flimmerbelag, an der Basis sind sie dunkler gefärbt als an der Spitze. Exkretballen fand ich außer einem einzigen Falle nicht in den Keulenzellen, wohl aber deutliche, fast den halben Durchmesser des Kernes erreichende ölartige Tropfen. Diese in jeder Zelle in einer Anzahl von 10—20 Stück angesammelten Tropfen sind kugelrund und häufiger von einem lichten Hofe umgeben; mit VAN GIESON-Gemisch färben sie sich dunkelbraun, mit Bleu de Lyon hellblau; an der Zellbasis liegen sie dichter, nach oben zu nehmen sie ab und über der Zellmitte sind sie nur noch selten zu finden. In diesen Tropfen scheinen mir die Keulenzellen Fett aufzuspeichern. Das körnige Plasma nimmt fast nur die obere Hälfte der Zelle ein und ist unter der Kutikula dichter und feiner.

Die Keulenzellen von Ph. t. enthalten in geringer Anzahl Vakuolen mit einem einzigen eingeschlossenen Körperchen, das durch Hämatoxylin dunkelblau gefärbt wird und vielleicht als Sekretklumpen zu deuten ist. Der übrige Zellinhalt ist körnig und durch VAN GIESON-Gemisch blaurot gefärbt, nach der Kutikula zu wird er dichter und dunkler. Der große runde Kern ist wieder im basalen breiteren Teile der Zelle gelegen, er ist hell; aus dem spärlichen Chromatin hebt sich ein dickes, rundes Kernkörperchen heraus. Der färberische Unterschied zwischen den Keulen- und Resorptionszellen ist bei Ph. t. lange nicht so groß als bei M. t. und G. c.

Die hier geschilderten zwei Zellarten der Mitteldarmdrüse sind in ähnlicher Weise auch von TOBLER (64, p. 255) bei Parmophorus intermedius beschrieben worden, der die Verschmälerung der Keulenzellen nach dem Drüsenlumen hin für „eine einfache Platzfrage" hält. GUTHEIL (89) findet bei Anodonta cellensis auch zusammengedrängte kegelförmige Zellen neben den dort überwiegenden „Fermentzellen". Sie aber als Regenerationsherde des sezernierenden Epithels auch bei Trochus aufzufassen, habe ich große Bedenken. Das Fehlen jeglicher Übergangsstufen, die starke Färbbarkeit, die verschiedene Kernstruktur und der Mangel von Kernteilungsfiguren in den Keulenzellen sprechen jedenfalls gegen die Ansicht, daß die Drüsenschläuche im Grunde genommen nur aus einer Zellart bestehen.

Nach den Untersuchungen von BIEDERMANN und MORITZ (57) sezerniert die Mitteldarmdrüse der Schnecken nicht nur verdauenden Saft, sondern absorbiert auch die eindringende Nahrung und speichert einen Teil der absorbierten Nahrung auf. Die Fetttröpfchen in den Kegelzellen von M. t. und G. c. scheinen mir ein Beweis für die resorptive Funktion neben der sekretorischen zu sein; doch glaube ich in der Mitteldarmdrüse der beschriebenen Trochiden keinen scharfen Unterschied zwischen Sekret- und Resorptionszellen machen zu dürfen.

Die Ausführungen von JORDAN (92), daß die „Mitteldarmdrüse der Wirbellosen, die Leber der Wirbeltiere (Säuger) keine einzige spezifische Funktion miteinander gemein" haben und die „Lebern von Krebsen, Schnecken, Muscheln und Spinnen gar nichts anderes als Systeme von Blinddärmen" sind, haben mich veranlaßt, die Bezeichnung „Mitteldarmdrüse" zu gebrauchen und die der Funktion nicht entsprechenden Benennungen „Leber" oder „Verdauungsdrüse" aufzugeben.

e) Der Enddarm.

Der letzte Abschnitt des Darmkanales, der Enddarm, durchbohrt das Herz. Das Stück bis zum Eintritt in den Herzbeutel nenne ich „Dünndarm“, den Endteil mit dem After „Mastdarm“.

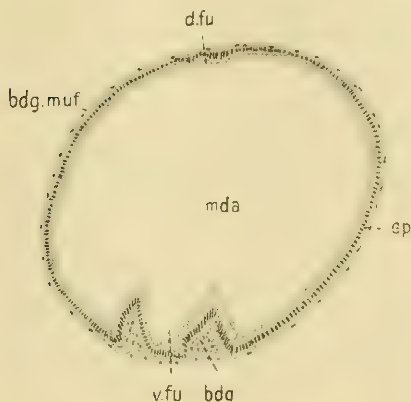
Dünndarm. Aus dem vorderen Abschnitt des Magens tritt der Dünndarm aus und bildet bis zum Herzen mehrere Schlingen. Die Anzahl der Umdrehungen gibt Pelseneer (56, p. 51) für G. c. ganz richtig auf fünf an (Textfig. 31 *dda*); bei Ph. t. zählte ich nur zwei Umdrehungen (Textfig. 32 *dda*). Die Dünndarmschlingen ziehen unter dem vorderen Abschnitt der rechten Niere und dem Boden der Mantelhöhle (Textfig. 13 u. 17 *dda*) nach vorne bis zum Kropf, dann läuft der Dünndarm rückwärts, biegt aufwärts nach vorne rechts und durchbohrt das Herz. Zwischen den einzelnen Dünndarmschlingen findet man Bluträume und zahlreiche Leydigsche Plasmazellen.

Die Wand des Dünndarmes besitzt nach dem Austritt aus dem Magen viele Längsfalten, die allmählich niedriger werden. Von den so gebildeten Furchen bleiben bis in den Mastdarm hinein nur eine am Boden und eine am Dache des Enddarmes erhalten. Das hochzylindrische Epithel des Dünndarmes ist durchweg bewimpert und hat lange, ziemlich basal gelegene Kerne. Bei Ph. t. enthält das Dünndarmepithel vom Magen ab bis zur ersten U-förmigen Schlinge unter dem Kropf (Textfig. 32 *dda*) zahlreiche gelbgrüne Körner, die dem schon erwähnten Enterochlorophyll in der Magenwand von M. t. und G. c. entsprechen.

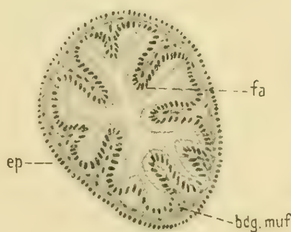
Mastdarm. Nachdem der Enddarm den Herzbeutel durchbohrt hat, wendet er sich als Mastdarm oder Rektum nach vorne und mündet schließlich mit dem After (Textfig. 31 u. 32 *mda*, *aft*) rechts am Dache der Mantelhöhle nahe der Mittellinie. Außen ist der Mastdarm überzogen von der Hypobranchialdrüse.

Das Flimmerepithel des Mastdarmes ist außen von Bindegewebe und feinen Muskelfasern umgeben. Es ist zylindrisch, hat ovale, chromatinreiche Kerne und eine Kutikula. Durch zwei Längsfalten, unter denen blasige Bindegewebszellen liegen (Textfig. 48), wird eine ventrale Rinne (*v. fu*) gebildet, zu der sich bei M. t. und Ph. eine seichte, bei G. c. eine tiefere dorsale Furche (*d. fu*) gesellt. An den Seitenwällen dieser Furchen wird das Epithel höher.

Am After ist das Epithel in tiefeinschneidende Falten gelegt (Textfig. 49 *fa*), die den Mastdarm nach außen schließen.



Textfig. 48. Gibbula cineraria: Querschnitt durch den Mastdarm mit der tiefen Dorsalfurche und der seichten Ventralfurche. Obj. A, Ok. 2, Tub. = 160 mm.



Textfig. 49. Photinula taeniata: Querschnitt durch die Darmepithelfalten des Afters. Obj. A, Ok. 4, Tub. = 160 mm.

PELSENEER (56, p. 51 u. Fig. 153 I) hat eine dorsale Analdrüse von G. c. beschrieben und abgebildet. Seine Angaben kann ich bestätigen.

IX. Das Nervensystem.

Die früheren Arbeiten über das Nervensystem von HALLER (15 u. 24), BOUVIER (26) und PELSENEER haben ergeben, daß es bei den Trochiden, abgesehen von kleinen Abweichungen, übereinstimmend gebaut ist. Nach THIELE (37) war bei den Prosobranchiern ursprünglich das ganze Nervensystem zentral, alle Nerven waren gangliös und erst später trat der Gegensatz zwischen Ganglion und Nerv auf. Während nun noch Pleurotomaria nach den Untersuchungen von WOODWARD (65) sich in dem ursprünglichen Zustande befindet, ist die Konzentration der Ganglienzellen bei den Trochiden, ebenso wie bei Haliotis, schon so weit vorgeschritten, daß sich mehrere Ganglien unterscheiden lassen, wenn auch noch in den sie verbindenden Konnektiven und Kommissuren Nervenzellen zu finden sind.

Im Nervensystem der Trochiden sind folgende deutlich voneinander zu trennende Ganglien zu erkennen:

2 Zerebralganglien,
2 Buccalganglien,
2 Pedalmarkstränge oder Fußstränge,
2 Pleural- oder Pallialganglien,
1 Supraintestinalganglion,
1 Branchial- oder Kiemenganglion,
1 Viszeral- oder Abdominalganglion.

Da schon Robert (61, Fig. 500) das Nervensystem von M. t., Pelseneer (56, Fig. 148) und Randles (73, Fig. 30) dasjenige von G. c. abgebildet haben, so bringe ich nur mehr eine Zeichnung des Nervensystems von Ph. t. (Textfig. 50). Meiner Beschreibung liegt auch die letztere Form hauptsächlich zugrunde. Die Untersuchung des Nervensystems gab bei der Kleinheit der hier beschriebenen Arten auf mikroskopischem Wege sicherere Ergebnisse als auf makroskopischem.

a) Histologie des Nervensystems.

Über den feineren Bau des Nervensystems verdanken wir Haller (24) eine ausführliche und gute Arbeit, deren Ergebnisse ich meist bestätigen konnte.

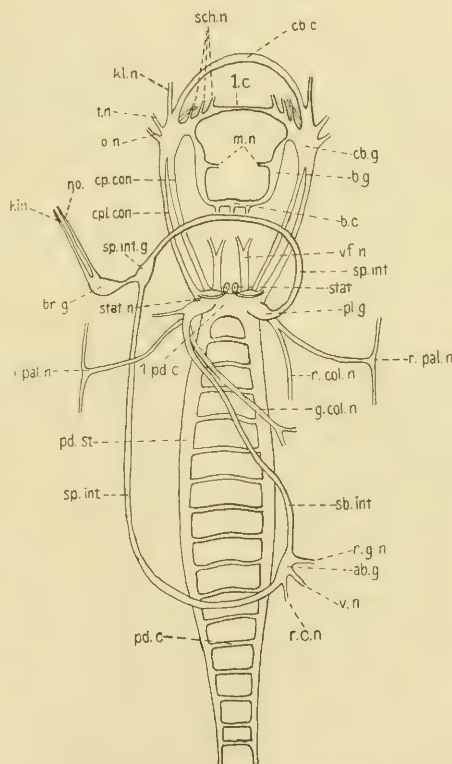
Nerven wie Ganglien sind umzogen von einem Neurilemm, einer feinen bindegewebigen Hülle, die Fortsätze in das Innere sendet. Im Neurilemm liegen vereinzelte dunkelgefärbte Kerne von länglicher, flachgedrückter Gestalt.

Die Ganglienzellen bilden in mehrfachen Lagen die Rindenschicht (Taf. V, Fig. 2 u. 12 *gz*) der Ganglien. Ihr kugelrunder Kern ist groß und hell, enthält viel Chromatin und stets ein deutliches Kernkörperchen. Eine Zellmembran fehlt den Ganglienzellen, sie sind aber umhüllt von der Neuroglia. Das Protoplasma ist in van Gieson-Lösung braun gefärbt, die von Haller (24) angegebene Körnerstruktur konnte ich aber darin nicht erkennen. Die Ganglienzellen besitzen Fortsätze, aus diesen treten die Fibrillen aus, die sich in Seitenäste verzweigen und das Fasernetz im Innern der Ganglien bilden. Durch die Fortsätze verbinden sich die Ganglienzellen untereinander. Niemals aber habe ich gefunden, daß diese Fortsätze aus dem Kernkörperchen entspringen, wie Haller (24) angibt. In Übereinstimmung mit Bernard (34) bestreite ich deshalb bei den Trochiden den Kernkörperursprung und halte die Fortsätze für Protoplasmaausläufer.

In Gestalt und Größe sind die Ganglienzellen verschieden. Haller (24) unterscheidet drei Arten: Die „Dreieckszellen“

sind die größten, sie liegen hauptsächlich in den Pleuralganglien und den Fußsträngen. Daneben fand ich in den Pleuralganglien vor allem noch die birnförmigen „unipolaren“ Ganglienzellen mit nur einem Fortsatz. Im Innern der Ganglien liegen dann vereinzelt zerstreut die kleinen „Zentralzellen“ mit vielen Fortsätzen. THIELE (37) und BERNARD (34) halten die großen Ganglienzellen für motorisch, die kleinen für sensibel. Die Größe der Ganglienzellen nimmt nach dem Innern zu ab.

In den Kommissuren und Konnektiven findet man vereinzelte Ganglienzellen, aber niemals in mehreren Lagen; meist liegen in der Rindenschicht der Nerven (Taf. V, Fig. 2 u. 12 *gz*) Sternzellen.



Textfig 50. Photinula taeniata: Nervensystem.

b) Zerebral- und Buccalganglien.

Die beiden Zerebralganglien befinden sich als eine ungefähr dreieckige, etwas abgeplattete Verdickung jederseits dem Munddarme angelagert (Textfig. 35 *cb.g*). Beide Ganglien sind dreifach miteinander verbunden durch die Zerebral-, Labial- und Buccalkommissur (Textfig. 50 *cb.c*, *l.c*, *b.c*). Nach hinten stehen sie weiter im Zusammenhang mit den Pleuralganglien durch das Zerebropleuralkonnektiv, mit den Pedalganglien durch das Zerebropedalkonnektiv jederseits. Durch die zugehörigen Kommissuren und Konnektive entsteht so der Schlundring, der den ganzen Schlundkopf umschließt.

Die Rinde der beiden Zerebralganglien besteht aus einer drei- bis sechsfachen Ganglienzellenschicht. Außen liegen die großen, birnförmigen unipolaren Ganglienzellen, nach innen folgen

die kleineren. Im Innern des Fasernetzes findet man vereinzelte Sternzellen. Um das Neurilemm zieht außen noch eine membranöse Bindegewebsschicht.

Die Zerebralkommissur (Textfig. 50 *cb. c*) entspringt aus der Oberseite der Zerebralganglien und zieht über das Dach der Mundhöhle quer herüber als ziemlich dicker Strang. An ihrer Ursprungsstelle enthält sie viele Ganglienzellen. Bei M. t. sah ich aus ihr einen schwachen Nerven zur Dachfurche des Munddarmes austreten.

Nach vorne gibt das Zerebralganglion jederseits (Textfigur 50 *kl. n*) einen Nerven zu den Kopflappen ab. Auf der Außenseite entspringt oben der Tentakelnerv (*t. n*) und etwas dahinter der schwächere Augennerv auf beiden Seiten (*n. o*). Von der Oberseite sah ich bei G. c. einige feinere Nerven zur Kopfwand abzweigen.

Von der Innenseite beider Zerebralganglien geht ein feiner Nerv aus bei M. t. und Ph. t. und verzweigt sich an der Seitenwand des Munddarmes und an den Speicheldrüsen.

An der Innenseite etwas weiter hinten verlängert sich das Zerebralganglion zu dem hornartigen Labialvorsprung („saillie labiale"). Dieser sendet jederseits drei Schnauzennerven (Textfigur 50 *sch. n*) nach vorne, welche die Lippen und die Schlundkopfmuskulatur versorgen und sich reichlich verzweigen. Von den beiden Vorsprüngen geht die Labialkommissur (*l. c*) oder untere Schlundkommissur aus. Sie ist ein feiner Nervenstrang, der unter der Mundhöhle durch die Unterlippe zieht und nur auf Querschnitten zu Gesicht kam. Aus ihrer Feinheit erklärt sich wohl, daß Haller (15) sie übersehen und leugnen konnte.

Aus demselben Labialvorsprung tritt auch noch hinten jederseits das Buccalkonnektiv aus, das zunächst oberhalb des Radulaknorpels nach hinten zieht, sich bald aber verdickt zu einem Buccalganglion (*b. g*) und sich schließlich durch die Buccalkommissur unter dem Schlund und über der Radula (Textfig. 42 *b. c*) an der Stelle, wo beide sich trennen, mit der Gegenseite verbindet. Die Buccalkommissur mit den beiden Buccalganglien hat die Gestalt eines Hufeisens (Textfig. 50 *b. g*, *b. c*). Die ganze Buccalkommissur ist gangliös, und die beiden Ganglien darin sind nur eine schwache Verdickung. Eine Trennung in zwei vordere und zwei hintere Buccalganglien, wie sie Bouvier (26) bei Turbo rugosus macht, konnte ich nicht feststellen. Verschiedene feinere Nerven treten aus den Buccalganglien aus und versorgen

die Wände des Munddarmes, die Speicheldrüsen und die Radulascheide. Ein deutlicher Nerv aus den Buccalganglien von Ph. t. (Textfig. 50 *m. n*) verzweigt sich an den Seitenwänden des Schlundkopfes und der Mundhöhle. Aus der eigentlichen Buccalkommissur entspringen nach hinten (Textfig. 50) mehrere Nerven, die ich aber wegen ihrer Feinheit nicht weiter verfolgen konnte.

Haller (15) läßt die Buccalkommissur als „vordere Eingeweideganglien" von den Pleuralganglien ausgehen, dem Zerebropleuralkonnektiv entlang laufen und kurz vor den Zerebralganglien umbiegen, also gar nicht mit diesen in Verbindung treten. Alle späteren Untersuchungen, insbesondere die von Bouvier (26) und Thiele (42), sowie meine Schnitte beweisen aber klar, daß die Buccalkommissur ihren Ursprung unmittelbar in den Zerebralganglien hat.

Nach hinten setzen sich die beiden Zerebralganglien in die an den Seiten der Schlundkopfmuskulatur (Textfig. 42 *cpl. con* und *cp. con*) abwärts ziehenden Zerebropleuralkonnektive und Zerebropedalkonnektive fort. Sie sind durch einen Muskelzug voneinander getrennt und laufen parallel, wobei das dünnere Zerebropedalkonnektiv unten liegt (Textfig. 42 u. 50 *cp. con*). Das Zerebropleuralkonnektiv erreicht eher die Pleuralganglien als das Zerebropedalkonnektiv die Fußstränge. An ihrem Ursprung verlieren beide bald die größeren Ganglienzellen und in ihrer Mitte enthalten sie nur mehr vereinzelte Sternzellen, erst später werden sie wieder gangliös.

Das Zerebropleuralkonnektiv nimmt den Statozystennerv auf, wobei sich dieser einlagert.

c) Pleuralganglien und Pleuroviszeralkonnektiv.

Pleuralganglien. Die Buccalmasse des Munddarmes ist unten abgeschlossen durch eine Membran; darunter liegen, schon in den Fuß eingebettet, die beiden Pleural- oder Pallialganglien. Sie sind den beiden Fußsträngen am vorderen Ende aufgelagert (Textfig. 50 *pl. g*) an der Stelle, wo diese durch eine dicke Kommissur miteinander verbunden sind, und bilden mit diesen eine vierzipflige Masse. In Gestalt eines Hornes, von dessen Unterseite vorne das Zerebropleuralkonnektiv nach oben steigt, ragen sie jederseits hervor. Die Verbindung mit den Pedalganglien durch ein Konnektiv ist so innig, daß sich äußerlich keine Scheidung machen läßt; aber die Pleuralganglien scheinen doch nicht an der ersten Pedalkommissur teilzunehmen, wenigstens konnte ich nicht

finden, daß ihre Nervenfasern in die Kommissur und die Fußstränge sich fortsetzen. Die Ganglienzellenschicht der Pleuralganglien (Taf. V, Fig. 2*gz*) ist vier- bis sechsfach; am schönsten sind hier die großen birnförmigen Ganglienzellen entwickelt.

Aus den Pleuralganglien entspringen einige kleinere Nerven zur Muskelwand des Körpers. Wichtiger sind aber die beiden Mantel- oder Pallialnerven, der Kolumellarnerv, der Subintestinalnerv und der Supraintestinalnerv, die alle ihren Ursprung in den Pleuralganglien haben.

Der rechte Mantelnerv (Textfig. 50 *r. pal. n*) tritt unter und etwas vor dem Supraintestinalnerv aus und hat bei G. c. mit diesem eine gemeinsame Wurzel, wie schon Randles (73, p. 61) gefunden hat; er verläuft zunächst über dem Spindelmuskel am Boden der Körperhöhle und entsendet bald nach seinem Ursprung einen kräftigen Zweig, den rechten Kolumellarnerv (Textfig. 50 *r. col. n*), in den Spindelmuskel nach hinten, den auch Bouvier (26, p. 37) bei Turbo rugosus gefunden hat. Dann bohrt sich der rechte Mantelnerv in die seitliche Körperwand ein, steigt aufwärts und gelangt an der Stelle in den Mantel, wo dieser mit dem Körper verwächst. Hier bildet er eine schwache Verdickung mit einigen Ganglienzellen, die aber doch nicht als ein Ganglion angesehen werden kann, und teilt sich in einen Vorder- und Hinterast, die sich im Mantel immer weiter verzweigen. An der Verzweigungsstelle entsendet der Mantelnerv bei G. c. und M. t. noch einen dritten Ast zu dem später noch zu beschreibenden Thieleschen Organ am Boden der rechten Mantelhöhle.

Der linke Mantelnerv hat unter dem Subintestinalnerv seinen Ursprung, tritt seitwärts in die Muskelwand des Körpers ein und dann in den Mantel, wo er sich gabelt (Textfig. 50 *l. pal. n*) in einen in den freien Mantelrand hinabsteigenden Hinterast und einen sich im Manteldach verzweigenden Vorderast. Der letztere soll sich nach Pelseneer (56, p. 50) mit dem entsprechenden Vorderast des rechten Mantelnerven vereinigen zu einer Zirkumpallialanastomose in der Verdickung des vorderen Mantelrandes. Obgleich mir eine solche Verbindung nicht zu Gesicht gekommen ist, halte ich sie für sehr wahrscheinlich, um so mehr, als Bourne (87, p. 26) sie auch bei Incisura Lytteltonensis als „peripheral palleal nerve“ neuerdings beschrieben hat.

Der große Kolumellarnerv (Textfig. 50 *g. col. n*) entspringt unmittelbar unter dem Subintestinalnerv als kräftiger Strang aus dem linken Pleuralganglion. Er zieht unter dem Sub-

intestinalnerv nach hinten auf die rechte Seite, bohrt sich ein in den Spindelmuskel und verzweigt sich dort. Nach Bouvier (26) soll er sich bald gabeln in zwei sich weiter verästelnde Arme.

Pleuroviszeralkonnektiv. Die beiden Pleuralganglien sind durch zwei Konnektive, den Subintestinalnerv und den Supraintestinalnerv, mit dem Abdominalganglion verbunden. Indem beide Konnektive sich überkreuzen, bilden sie die typische Achterschlinge der Prosobranchier. Nur die Chiastoneurie von Ph. t. weicht, wie wir noch sehen werden, von der üblichen ab.

Der Subintestinalnerv oder das Subösophagealkonnektiv verläßt gemeinsam mit dem linken Mantelnerv das linke Pleuralganglion (Textfig. 50 *sb. int*). Bald aber geht er rechts innen an diesem vorbei nach unten und zieht unter dem Schlund und dem Radulasack am Boden der Körperhöhle in schräger Richtung von links nach rechts. Auf der rechten Seite bohrt er sich oberflächlich in den Spindelmuskel ein, sodaß er nur durch eine dünne Muskel- und Bindegewebsschicht von der Körperhöhle getrennt wird, und verläuft nun ungefähr in gerader Richtung nach hinten. Schließlich tritt er wieder aus dem Kolumellarmuskel aus und wird vom Abdominalganglion aufgenommen (Textfig. 50 *ab. g*).

Ganglienzellen fand ich im Verlaufe des Subintestinalnerves häufiger, doch an keiner Stelle in solcher Ansammlung, daß man von einem Subintestinalganglion sprechen kann.

Bouvier (26) hat an der Stelle, wo der Subintestinalnerv in die rechte Körperwand eindringt, eine längere Verbindung oder Anastomose mit dem rechten Mantelnerv gefunden. Robert (61) bildet sie bei M. t. ab, Randles (73) aber bestreitet das Vorhandensein einer solchen Verbindung entschieden. Auf Querschnitten von M. t. und G. c. konnte ich diese Anastomose deutlich als einen von hinten schräg nach vorne aufwärtsziehenden Strang, der sich mit dem Mantelnerv vereinigt, beobachten. Nur bei Ph. t. ließ sie sich nicht feststellen, weder mikroskopisch noch makroskopisch. Bei M. t. fand ich hinter der beschriebenen noch eine zweite Verbindung des Subintestinalnerven mit dem Mantelnerven, und zwar mit dessen Hinterast.

Nach meinen Beobachtungen und den Feststellungen von Bouvier und Randles scheint die Anastomose zwischen dem Subintestinalnerven und dem rechten Mantelnerven nur einem Teile der Trochiden zuzukommen.

Aus dem Subintestinalnerv von M. t. sah ich noch zwei feinere Nerven nach unten in den Spindelmuskel austreten, ihren weiteren Verlauf konnte ich nicht verfolgen.

Der Supraintestinalnerv (Textfig. 50 *sp.int*) oder das Supraösophagealkonnektiv entspringt aus dem rechten Pleuralganglion vor dem Mantelnerven. Er läuft, dem Spindelmuskel aufliegend, ein kurzes Stück nach hinten, zieht dann an der Seite aufwärts und kreuzt hinter den Radulaknorpeln den Schlund (Textfig. 31 u. 32 *sp.int*), indem er einen tiefen Einschnitt in den drüsigen Teil des Kropfes macht. Auf der linken Körperseite dringt er in die Seitenwand ein.

Ganz abweichend von allen bisherigen Beschreibungen geschieht die Kreuzung des Schlundes bei Ph. t. Vom rechten Pleuralganglion steigt der Supraintestinalnerv sogleich in die Höhe und verläuft in schräger Richtung soweit nach vorne, daß er, fast senkrecht über der Buccalkommissur (Textfig. 42 *sp.int*), also noch vor den Pleuralganglien, in einem nach hinten offenen Bogen (Textfig. 50 *sp.int*) den Kropf viel weiter vorne als bei M. t. und G. c. überschreitet (Textfig. 31 *sb.int*) und sich dann auf der linken Seite nach hinten wendet. Auf diese Weise entsteht bei Ph. t. keine Viszeralschlinge in Form einer 8, wie bei den übrigen Trochiden und überhaupt den streptoneuren Prosobranchiern, da der Supraintestinalnerv gar nicht den Subintestinalnerv kreuzt, sondern schon, vordem dieser überhaupt aus dem linken Pleuralganglion austritt, den Darmkanal nach der linken Körperseite hin überschreitet.

Die Verschiebung des Supraintestinalnerven nach vorne bringt es mit sich, daß auch das Supraintestinalganglion und das Kiemenganglion noch vor den Pleuralganglien liegen (Textfigur 50 *br.g*) bei Ph. t.

An der Stelle, wo der Supraintestinalnerv in die linke Körperwand eintritt, ist er verdickt zu einem Supraintestinalganglion (Textfig. 50 *sp.int.g*) und zeigt eine stärkere Ansammlung von Ganglienzellen. Bouvier (26, p. 43) hat es noch geleugnet an diesem Orte, aber Pelseneer (56, p. 49) und Randles (73) haben es später gefunden.

Von diesem Supraintestinalganglion geht eine schon von Bouvier (26) entdeckte Anastomose hinüber zum linken Mantel-

nerven. Nur bei Ph. t. fehlt sie, ebenso wie auf der rechten Seite. Das Fehlen dieser Verbindung läßt sich dadurch vielleicht erklären, daß Supraintestinalnerv und rechter Mantelnerv durch die Störung der Chiastoneurie zu weit auseinandergerückt sind.

Ein weiterer Nerv zweigt aus dem Supraintestinalganglion bei allen drei Arten ab zum Kiemenganglion, dem Bouvier (26, p. 37) fälschlich den Namen „Supraintestinalganglion" beigelegt hat. Diesen Irrtum hat schon Pelseneer (56, p. 49) aufgeklärt. Das Kiemenganglion (Textfig. 50 *br.g*) oder Branchialganglion liegt am Ursprung der freien Kieme, ist ein großes, halbmondförmiges Gebilde und hat eine aus etwa 10 Lagen bestehende Ganglienzellenrindenschicht. Die Kerne dieser Ganglienzellen waren weit stärker gefärbt als in den anderen Ganglien. Einen Schnitt durch das Kiemenganglion bildet Pelseneer (56, Fig. 149) ab. Nach vorne sendet es in den Stützstab der Kieme den Osphradialnerv (*no*) und den Kiemennerv (*kin*), die schon beschrieben sind.

Aus dem Supraintestinalganglion richtet der Supraintestinalnerv (Textfig. 50 *sp. int*) seinen Lauf nach hinten auf der linken Körperseite. Er zieht zunächst in der muskulösen Seitenwand, in die er eingedrungen war, unter der Kiemenvene weiter, tritt dann in die Körperhöhle ein und läuft links von den Dünndarmschlingen unter dem Boden der linken Mantelhöhle weiter, wendet sich kurz vor dem Herzbeutel über den Dünndarm und den Vorderlappen der rechten Niere nach rechts und endet schließlich in dem Abdominalganglion. In seinem Verlaufe fand ich viele Ganglienzellen. Nach Bouvier (26) und Haller (15) soll er mehrere Nerven zum Herzen und zur Niere abgeben; diese sind mir aber nicht zu Gesicht gekommen.

Das Abdominalganglion oder Viszeralganglion (Textfig. 50 *ab.g*) liegt als längliches Gebilde auf der rechten Körperseite unter dem Boden des hinteren Endes der Mantelhöhle über der rechten Niere. Es hat eine drei- bis vierfache Schicht von Ganglienzellen, bestehend aus multipolaren und unipolaren birnförmigen Zellen. Drei wichtige Nerven zweigen ab: der Rektogenitalnerv (*r.g.n*) zieht am Ureter herauf und verzweigt sich über das Rektum, die Vena pallealis transversa usw.; der kurze und feine Renoperikardialnerv (*r.c.n*) versorgt Niere und Herz; der Viszeralnerv (*v.n*) schließlich ist der bedeutendste, läuft an der Innenseite der Eingeweidewindungen nach hinten hinauf und innerviert Mitteldarmdrüse, Magen und Geschlechtsdrüse.

d) Die Pedalganglien oder Fußstränge.

Die paarigen Fußstränge dringen ein in die Muskelmasse des Fußes bis zu dessen äußerstem Hinterende (Textfig. 50 *pd. st*), indem sie sich immer mehr verjüngen. Sie sind also nicht, wie Haller (15) berichtet hat, dem Fußmuskel aufgelagert, sondern in ihn eingebettet. Beide Stränge sind vorne einander genähert und durch eine dicke Kommissur, die den hinteren Abschnitt des Schlundringes bildet, verbunden. Auf der Kommissur (Textfig. 50, 1.*pd. c*) liegt jederseits das Pleuralganglion. Dann treten die beiden Fußstränge auseinander, um sich schließlich wieder zu nähern. Nach oben geht aus dem Vorderende eines jeden Fußstranges das Zerebropedalkonnektiv (Textfig. 50 *cp. con*) ab und stellt die Verbindung mit dem Zerebralganglion her.

In ihrem vorderen Abschnitt sind die Fußstränge vom Fußsinus umgeben, der sich nachher über ihnen nach hinten erstreckt. Durch eine seitliche Längsfurche (Taf. V, Fig. 2 *lf*), die nach hinten immer seichter wird und schließlich unter dem Operkularmuskel aufhört, sind sie in eine obere und eine untere Hälfte geteilt.

Histologie. Den feineren Bau der Fußstränge untersuchte ich hauptsächlich an einem gutkonservierten Exemplar von G. c. Die Rindenschicht (Taf. V, Fig. 12 *gz*) nimmt im Querschnitt ungefähr ein Fünftel des Gesamtdurchmessers eines Nervenstranges ein und besteht aus einer drei- bis fünffachen Lage von Ganglienzellen, die sich bis zum äußersten Ende erstreckt. Die Fußstränge sind daher als ein in die Länge gezogenes Pedalganglion aufzufassen, stellen also einen Markstrang dar.

Die Verteilung der Ganglienzellen ist nun keineswegs gleichmäßig; in der Umgebung der Längsfurche finden wir die stärkste Ansammlung und Haller (24) nennt diese Stelle den „Lateralkern“; auf der Oberseite des Stranges ist sie hingegen so schwach, daß nur eine Schicht von Ganglienzellen auftritt (Taf. V, Fig. 12). In der äußeren Lage sammeln sich vorwiegend die großen birnförmigen Ganglienzellen, die nur einen Fortsatz nach innen senden, und die Dreieckszellen Hallers (24). Nach innen zu liegen die kleineren Ganglienzellen. Im Fasernetz des Innern, also im Kerne, sieht man nur wenige kleine Ganglienzellen mit geringer Protoplasmaentwicklung.

Die anliegende Bindegewebshülle eines jeden Markstranges, das Neurilemm, ist noch kapselartig umzogen von einer äußeren,

weitmaschigen Bindegewebsmembran mit ziemlich langgestreckten und dunkelgefärbten Kernen. Um diese Bindegewebskapsel finden sich Anhäufungen von Leydigschen Plasmazellen.

Fußnerven. Von den Fußsträngen zweigen zahlreiche Nerven ab, die häufiger auch Ganglienzellen haben, aber nie in ihrem Faserverlauf, sondern nur in der Rindenschicht in einer Lage. Nach ihrer Ursprungsstelle und ihrer Richtung unterscheide ich, wie Haller (15) auch bei den übrigen Rhipidoglossen, vier Arten von Fußnerven:

1. Kommissuren,
2. Sohlennerven („unpaare Fußnerven"),
3. Seitennerven („paarige Fußnerven"),
4. Epipodialnerven („Lateralnerven").

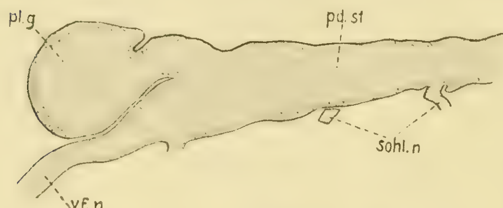
Von der unteren Innenseite beider Fußstränge gehen die sie verbindenden Kommissuren aus, die dem Nervensystem des Fußes das charakteristische Aussehen einer Strickleiter verleihen. Bei Turbo rugosus gibt Haller (15) die Anzahl der Kommissuren auf 32 an. Abgesehen von der schon erwähnten dicken vorderen Verbindung, die als erste Kommissur aufzufassen ist, zählte ich bei Ph. t. (Textfig. 50 *pd. c*) 16, bei einem kleinen Exemplar von G. c. 12 Kommissuren auf Querschnitten. Von letzterer Art bildet Randles (73, Fig. 30) 16 Querverbindungen ab, ohne allerdings im Text ihre Anzahl zu erwähnen. Es ist daher leicht möglich, daß die Zahl der Kommissuren innerhalb der Art nach dem Alter der Individuen schwankt, wie auch Bouvier (26, p. 35) annimmt. Bei M. t. konnte ich sie nicht genau feststellen.

Die Kommissuren sind in ihrem Verlauf in der Mitte etwas nach oben gewölbt (Textfig. 3 *pd. c*); nach hinten werden sie länger, entsprechend dem größeren Abstand der beiden Fußstränge, zuletzt aber wieder kürzer. In ihrem Faserverlauf zeigen sie nur selten Ganglienzellen, häufiger schon in der Rinde; es ist daher unrichtig, wenn Randles (73, p. 62) die gänzliche Abwesenheit von Ganglienzellen behauptet.

Haller (15) und Bouvier (26) lassen von den Querverbindungen kleinere Nerven abtreten; derartige Abzweigungen sind mir aber auf keinem Schnitt trotz sorgfältigster Nachprüfung zu Gesicht gekommen.

An der Unterseite der Fußstränge entspringen Nerven zur Fußsohle (Textfig. 3 *sohl. n*) und verzweigen sich dort; es sind die „unpaaren Fußnerven" Hallers (15), die ich Sohlennerven nennen will, weil mit diesem Namen ihre Richtung und ihre Be-

deutung besser ausgedrückt sind. Das erste Sohlennervenpaar ist stark entwickelt und tritt unter der ersten Kommissur (Textfigur 51 *vf. n*) aus nach vorne, es bildet die beiden vorderen Fußnerven (Textfig. 50 *vf. n*), die den Vorderfuß und die Seitenorgane unter dem Epipodium der Nackengegend versorgen. Beide laufen parallel nebeneinander nach vorne [bei Ph. t. jederseits vom Ausführgang (Textfig. 4, C u. D *vf. n*) der vorderen Fußdrüse] und verzweigen sich bald zu dem schon von Brock (30, p. 73—74) beschriebenen dichten Nervennetz des Vorderfußes. Die von Bouvier (26, p. 35) angegebene Kommissur der beiden Vorderfußnerven konnte ich auf meinen Querschnitten nicht finden.



Textfig. 51. Monodonta turbinata: Längsschnitt durch den Fußstrang mit austretendem erstem unterem Fußnerven und das Pleuralganglion. Obj. a_2, Ok. 4.

An der Seite des Fußstranges unter der Längsfurche hat eine dritte Art von Fußnerven ihren Ursprung, welche die untere Fußseite und auch noch Teile der Fußsohle versorgt. Es sind die „paarigen Fußnerven“ Hallers, denen ich den zutreffenderen Namen Seitennerven (Textfig. 3 *se. n*) gebe. Nach Haller (15) sollen sie durch Anastomosen mit den Sohlennerven verbunden sein.

Der obere Abschnitt der Fußstränge gibt schließlich oberhalb der Längsfurche noch eine Reihe von Nerven ab, die das Epipodium und seine Sinnesorgane innervieren, kleinere Äste gehen aber auch zum Operkularmuskel und zum Fußrücken. Es sind die Epipodialnerven (Textfig. 3 *epp. n*) oder die „Lateralnerven“ Hallers. Unter diesen sind bei M. t. und G. c. drei, bei Ph. t. vier stärker entwickelt, welche in die Seitentaster eindringen. Kurz vor dem Eintritt in die Fühler bilden sie eine schwache Anschwellung mit einigen Ganglienzellen. Aus diesem sekundären Ganglion (Textfig. 3 *sec. g*) gehen drei Nerven hervor: oben der Nerv des Epipodiallappens (*epl. n*), in der Mitte der Nerv des Seitentasters (*st. n*) und darunter der Nerv des Seitenorganes (*so. n*). Der Seitentasternerv enthält ebenso wie der Kopffühlernerv viele kleine Ganglienzellen und verläuft bis zur Spitze des Tasters.

e) Die Natur des Epipodiums.

Die Innervierung des Epipodiums ist Anlaß eines wissenschaftlichen Streites geworden. Ich habe mich eingehend mit dieser Frage beschäftigt, halte es aber für zwecklos, schon Bekanntes ausführlich zu wiederholen und verweise deshalb auf Robert (61, p. 398—400) und Randles (73, p. 62—66), die eine Geschichte dieses Streites bringen.

Das Vorhandensein einer Längsfurche veranlaßten de Lagaze-Duthiers (18), von Jhering (8), Wegmann (17), Boutan (22) und Bouvier und Fischer (55) in dem oberen Abschnitt der Fußstränge den Mittelpunkt der unteren Mantelnerven, in dem unteren Abschnitt den Mittelpunkt für die Fußnerven zu sehen. Das Epipodium hielten sie für einen Teil des Mantels. Hingegen erblickten Haller (15 u. 24), Spengel (10), Pelsneer (28, 29, 36, 38, 56) und Thiele (37 u. 42) in der Furche nur einen äußeren Einschnitt und hielten die Fußstränge für einheitlich. Das daraus innervierte Epipodium wurde zum Fuße gerechnet. Den letztgenannten Forschern schlossen sich später noch an Fleure (72), Randles (73) und Bourne (87). Ich selber halte die Fußstränge nach meinen Untersuchungen für einheitlich und ordne das Epipodium dem Fuße zu.

Die Fußstränge sind eine morphologische und histologische Einheit und, wie schon Spengel (10) bei Haliotis nachgewiesen hat, durch kein Neurilemm in einen oberen und unteren Abschnitt geteilt. Die am meisten eine Trennung vortäuschende Längsfurche wird nach hinten zu seichter und verschwindet unter dem Operkularmuskel vollständig. Die Nervenfasern laufen vom oberen Abschnitt zum unteren.

Für die Einheitlichkeit der Fußstränge spricht wohl am meisten der Faserursprung der Fußnerven. Schon Randles (73, p. 65 u. Pl. V, Fig. 32) hat einen doppelten Ursprung der Nervenfasern der Kommissuren aus dem oberen wie unteren Abschnitte nachgewiesen und abgebildet. Mehrfach konnte ich dieselbe Beobachtung machen, daß die Querverbindungen ihre Fasern aus dem pleuralen und pedalen Teile der Fußstränge de Legaze-Duthiers' empfangen. Weiter kann ich die Befunde von Pelseneer (56), Fleure (72, p. 283—284) und Randles (73, p. 64—65), daß sich die Fasern der aus dem oberen Abschnitte entspringenden Epipodialnerven bis unter die Furche und die Fasern der Sohlennerven bis über die Furche verfolgen lassen, bestätigen.

Mir ist es nun noch dazu gelungen, auch für die Seitennerven einen doppelten Faserursprung nachzuweisen. Mehrfach konnte ich auf Querschnitten (Taf. V, Fig. 12 *verb.n*) eine Verbindung zwischen dem aus dem unteren sog. pedalen Abschnitt entspringenden Seitennerven und dem Teile über der Furche beobachten. Man sieht die Fasern über die Längsfurche entlang der Außenseite des Fußstranges nach abwärts laufen und in den Seitennerv übergehen, aber es braucht zwischen der Verbindung und der Außenseite des Fußstranges keine Lücke zu sein, wie auf der Abbildung, sondern der Verbindungsnerv kann sich auch unmittelbar anlehnen.

Nach diesen Beobachtungen stammen also die Fasern sämtlicher Fußnerven: der Sohlen-, Seiten-, Epipodialnerven und der Kommissuren aus beiden Abschnitten der Fußstränge, und diese Tatsache sowie der Mangel jeglicher histologischer Scheidung durch die Längsfurche sprechen für die einheitliche Natur der Fußstränge. Das einzig und allein von ihnen aus innervierte Epipodium muß logischerweise zum Fuß gerechnet werden. Hinzu kommt noch, daß der vordere Teil des Epipodiums seine Nerven nur vom Zerebropedalkonnektive und niemals vom Zerebropleuralkonnektive empfängt, wie Pelseneer (36) und Thiele (42) nachgewiesen haben und ich bestätigen kann.

Abweichend von den anderen Forschern hat Thiele (42) die Ansicht ausgesprochen, daß das Epipodium und weiter die Kopflappen und -fühler ein Organ der Seitenlinie, homolog der Seitenlinie der Polycladen, seien. Innerviert soll es von einem epipodialen Nervenplexus werden. Wenn nun auch zuzugeben ist, daß an der Stelle, wo der Seitentaster-, der Seitenorgan- und der Epipodiallappennerv aus dem großen Epipodialnerv abzweigen, eine schwache gangliöse Verdickung zu finden ist (Textfig. 3 *sec.g*), so liegt das Innervationszentrum doch nicht in dieser unselbständigen Ganglienzellenansammlung, sondern in den Fußsträngen.

X. Die Sinnesorgane.

Über die ganze Oberfläche des Körpers sind Sinneszellen verteilt. An manchen Stellen stehen sie im Epithel dichter, so besonders an der Schnauze, dem Kopflappen, dem Epipodium und dem Mantelrand.

Neben diesem allgemeinen Tastgefühl der ganzen Haut kommen als Sinnesorgane noch vor: die Kopf- und Seitenfühler, die Seitenorgane, das Osphradium, die beiden Augen und die beiden Statozysten.

a) Die Fühler.

Die Kopf- und Seitentaster stimmen bei allen Trochiden im Bau überein und sind lange, zusammenziehbare Anhänge (Textfig. 3 *st* u. 35 *t*). Ihr von einer Kutikula überzogenes Epithel ist zylindrisch und stark pigmentiert bei M. t. und G. c., die Kerne sind oval.

Die Fühler sind von zahlreichen Zotten oder Sinnespapillen übersät, die FLEMMING (14) schon näher beschrieben und abgebildet hat. Sie sollen bei G. c. nach ihm so angeordnet sein, daß sie an einer Seite der Taster eine schmale, papillenlose, längsverlaufende Bahn freilassen. Diese Beobachtung konnte ich auf meinen Schnitten aber nicht bestätigen. An der Fühlerspitze sind die Sinnespapillen reichlicher und länger. Sie bestehen nach FLEMMING aus Epithel, enthalten in einem Büschel zentrale lange Zellen mit kurzen feinen Härchen, die bei lebenden Tieren in ständiger Bewegung sein müssen, und sind mit den Geschmacksknospen der Wirbeltiere zu vergleichen. FLEMMINGS Beschreibung kann ich, soweit es der Konservierungszustand meines Materials zuläßt, bestätigen. Da BOURNE (87, p. 29 u. Fig. 28) bei Incisura Lytteltonensis ebensolche Sinnespapillen beschreibt und abbildet, kann ich auf eine eigene Zeichnung verzichten.

Das Innere der Taster ist von einem bis zur Spitze laufenden Nerven (Textfig. 3 *st. n*, 35 *t.n* u. 52 *t.n*) durchzogen, der bei den Kopffühlern aus dem Zerebralganglion und bei den Seitenfühlern letzthin aus dem Fußstrang durch den Epipodialnerven entspringt und viele Ganglienzellen enthält. Von ihm strahlen, wie FLEMMING (14) durch entsprechende Nervenfärbungen nachgewiesen hat, feine Fasern zum Epithel aus, die wahrscheinlich je eine Sinnespapille versorgen. Diese abzweigenden Fasern fand ich bei G. c. mit Ölimmersion.

Längs des Fühlernerven läuft ein feines Blutgefäß bis zur Spitze (Textfig. 52 *blg*).

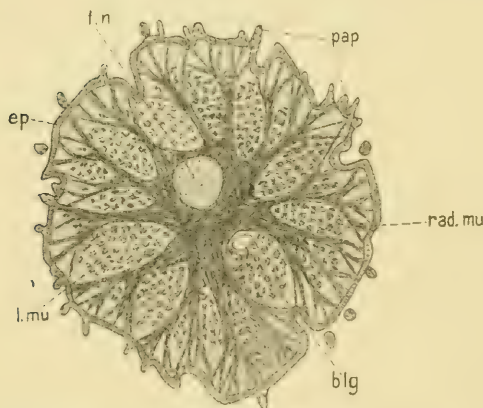
Die Muskulatur der Fühler besteht aus Längs- und Querfasern und ist ähnlich angeordnet, wie nach einer Abbildung von FLEURE (72, Taf. XIII, Fig. 43) bei Haliotis tuberculata. Von einem dicken Ausgangspunkt laufen die Radialmuskeln in zahl-

reichen Strahlen zum Epithel, indem sie sich baumförmig verzweigen und so im Querschnitt (Textfig. 52 *rad. mu*) ein dichtes Geflecht bilden. Senkrecht dazu ziehen in parallelen Bündeln durch die Lücken dieses Geflechtes die Längsmuskeln (*l. mu*), die zum Verkürzen der Fühler dienen.

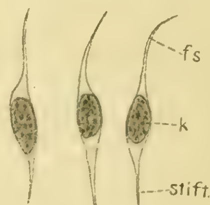
Schließlich ist noch in die Taster Bindegewebe eingelagert, das teils fibrillär ist teils aus Plasmazellen besteht.

b) Die Seitenorgane.

Die keulenartigen Seitenorgane oder Epipodialpapillen (Textfigur 3 *so*) ragen unter dem Epipodium weiter hervor, als nach der Abbildung Hallers (15, Taf. IV, Fig. 12 *SO*) bei Turbo rugosus. An der Spitze (Taf. V, Fig. 14 *snz*) zeigen die Seitenorgane eine



Textfig. 52. Monodonta turbinata: Querschnitt durch einen Kopffühler. Obj. A, Ok. 2, Tub. = 160 mm.



Textfig. 53. Gibbula cineraria: Isolierte Sinneszellen aus den Seitenorganen. Imm. $\frac{1}{12}$, Ok. 4, Tub. = 160 mm.

von einem, dicken hellen Saum, der seitlich in die Kutikula (*cut*) der Papille übergeht, überzogene konkave Einbuchtung. Hier sieht man Kerne in drei Zonen liegen, die zweierlei Zellen anzugehören scheinen: Sinneszellen und Stützzellen. Die Kerne (*k*) der mittleren Zone gehören Sinneszellen von spindelförmigem Bau (Textfig. 53) an, sind oval, chromatinarm und haben meist ein Kernkörperchen. Unten enden die Sinneszellen in einer Faser (*fs*), die wahrscheinlich in den Sinnesnerv übergeht, an ihrem verdünnten Oberende in einem Stiftchen (*stift*), das mir, wie bei Turbo rugosus, den kutikularen Saum zu durchdringen scheint; denn ich fand diesen in regelmäßigen Abständen von Streifen

durchsetzt, die ich als Fortsetzung der Sinneszellen auffasse. Die Stützzellen oder Schaltzellen haben einen spindelförmigen, dunkelgefärbten Kern, der entweder distal oder basal gelegen ist. Es gelang mir nun zwar nicht, die Schaltzellen zu isolieren, aber nach der Lage der Kerne schließe ich, daß die Sinneszellen von einer basalen und einer distalen Zone von Stützzellen umgeben sind, die sich im Querschnitt zwischen die Fasern bzw. die Stiftchen einschalten. Pigment, wie HALLER bei Turbo rugosus, fand ich niemals in den Stützzellen.

Der Nerv (Taf. V, Fig. 14 *so. n*) des Seitenorgans, der bis an das Sinnesepithel herantritt, entspringt aus demselben Zentrum wie der Seitentaster- und der Epipodiallappennerv, ist also aus dem Fußstrang herzuleiten.

Das die Epipodialpapillen überziehende Epithel ist neben der Sinneszone hochzylindrisch und häufiger von Schleimzellen (Taf. V, Fig. 14 *dr*) durchbrochen; weiter nach hinten wird es niedriger und hat ovale Kerne. Es ist pigmentiert.

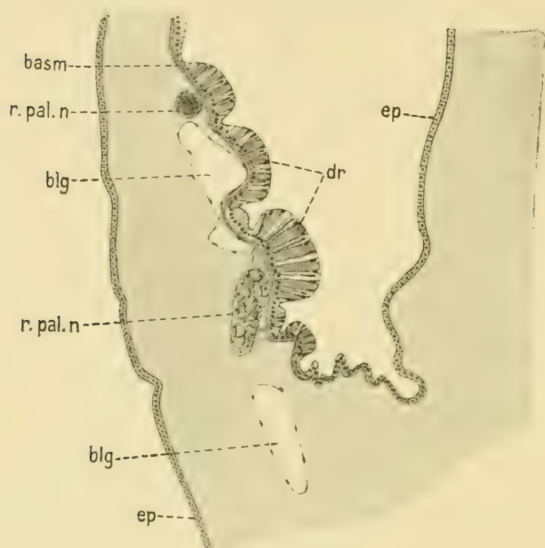
Ein Blutgefäß sah ich nicht in die Seitenorgane eintreten.

Die Bedeutung der Seitenorgane ist noch sehr rätselhaft. Man hat sie für „accessorische Augen“ gehalten, aber der Mangel an Pigment in der Sinneszone der hier untersuchten Arten macht diese Auffassung sehr zweifelhaft. RANDLES (73, p. 41) sieht in ihnen Tastorgane. Immerhin wäre es dann eigenartig, daß derartige Organe noch unter den Seitenfühlern liegen sollen, die doch ohnehin schon zum Tasten bestimmt sind. Eher darf man die Vermutung haben, daß sie für Temperatur- oder Strömungsreize des Wassers empfänglich sind.

c) Thieles Sinneshügel.

Unter dem rudimentären rechten Kiemengefäß hat THIELE (53, p. 641) eine Reihe von Sinneshügeln bei G. c. beschrieben. Ich lasse ihm selbst das Wort: „Etwas unterhalb von diesem Gefäß habe ich eine Reihe kleiner Sinneshügel wahrgenommen, etwa 10 an der Zahl, die ich zunächst für eine Andeutung des SPENGELschen Organs von der verloren gegangenen Kieme hielt. Doch ist es mir jetzt wahrscheinlich, daß hier eine Homologie des subpallialen Sinnesorgans vorliegt, das ich bei Zygobranchiern und Patelliden kurz beschrieben habe (Biol. Centralbl. XV, p. 222 bis 223). Denn diese Sinneshügel werden jedenfalls vom Mantelnerven innerviert, der vom rechten Pleuralhügel entspringt.“

Nur bei G. c. war dieses Gebilde deutlich zu sehen. Im Winkel am Boden der rechten Mantelhöhle erhebt sich das Epithel zu mehreren Wülsten (Textfig. 54) und ruht auf einer bindegewebigen Membran (*basm*), darunter befinden sich Bluträume. Diese Erhebungen enthalten Becherzellen (*dr*), die sich in nichts von den typischen mukösen und azinösen Drüsenzellen der Hypobranchialdrüse unterscheiden, und müssen als Teile der rechten Hypobranchialdrüse angesprochen werden. Vergeblich habe ich in den Wülsten nach Sinneszellen gesucht; aber doch kann für THIELES Ansicht, daß wir Sinneshügel vor uns haben, die Tatsache gelten, daß Zweige (*r.pal.n*) des rechten Mantelnerven unmittelbar unter dem Drüsenepithel verlaufen und Nervenfasern, die allerdings auch schwer zu Gesicht kommen, in die Erhebungen abgeben. Weitere Feststellungen ließen sich nicht machen.



Textfig. 54. Gibbula cineraria: Querschnitt durch THIELES Sinneshügel im Bodenwinkel der rechten Mantelhöhle. Obj. A, Ok. 4, Tub. = 160 mm.

d) Die Augen.

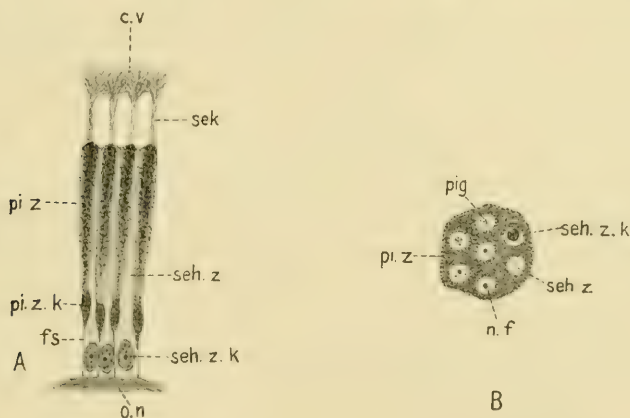
Die Augen liegen am Vorderende der beiden Augenstiele. Diese sind von einem Zylinderepithel mit ovalen Kernen und einer Kutikula überzogen und enthalten neben fibrillärem Bindegewebe auch Plasmazellen.

Im feineren Bau stimmen die Augen bei allen drei Formen überein. Sie müssen als becherförmige Einstülpungen (Taf. V, Fig. 16) des Körperepithels aufgefaßt werden und sind nicht ganz geschlossen. Diese Einsenkungen sind am Grunde des Augeninnern ausgekleidet von der Retina (*rct*), die nach vorne unmittelbar in

das Epithel des Augenstieles übergeht. An die Retina tritt von unten der aus dem Zerebralganglion entspringende Sehnerv (*o.n*) ungefähr gegenüber der Augenöffnung heran und verteilt sich über ihre Außenseite. In Übereinstimmung mit HILGER (20). fand ich in ihm spärliche kleinere Ganglienzellen.

Neben dem Augennerv verläuft bis zu dessen Ausbreitung an der Retina ein unbedeutendes Blutgefäß.

Der Hohlraum des Auges ist erfüllt von einer zähen, gleichmäßigen, durchsichtigen Gallerte, dem Glaskörper (*c.v*) oder Corpus vitreum, der sich im VAN GIESON-Gemisch gelb färbt und, wie bei Haliotis tuberculata nach SCHNEIDER (84, p. 207—210), aus dem Augenbecher pfropfartig durch die enge Öffnung vorspringt. Eine Linse ist noch ebensowenig vorhanden wie eine



Textfig. 55. Gibbula cineraria: A Retinazellen im Längsschnitt. Imm. $\frac{1}{12}$, Ok. 2, Tub. = 160 mm. B Retinazellen im Querschnitt. Imm. $\frac{1}{12}$, Ok. 4, Tub. = 160 mm.

Pellucida. Die von HILGER (20) erwähnte Kutikula, die „sich als äußerst dünne Lamelle über den vorderen Teil des Glaskörpers fortsetzen“ soll, habe ich nicht gefunden.

HILGER (20) gibt eine Abbildung des Auges von Trochus magus, ROBERT (61) von M. t., wonach es im Längsschnitt rund sein müßte; der Längsschnitt des Auges (Taf. V, Fig. 16) erschien aber bei den untersuchten drei Arten oval, wie bei Haliotis tuberculata nach FLEURE (72, Taf. XIII, Fig. 45) und SCHNEIDER (83, p. 208, Fig. 155).

Die Retina besteht aus radiär angeordneten Elementen (Textfig. 55 A), die so dicht stehen, daß sie die Untersuchung sehr erschweren. Am dicksten ist sie in der Tiefe des Augenbechers gerade gegenüber der Augenöffnung. Sie besteht aus

zweierlei Zellen, diese sind aber von Hilger (20) und Robert (61) nicht richtig beschrieben worden. Meine Beobachtungen, denen ich G. c. zugrunde legte, stimmen mit Hesses (68, p. 680) Angaben über die Retina von Turbo rugosus bis auf unwesentliche Punkte, die sich auf die Lagerung der Kerne und die Verteilung des Pigmentes beziehen, ziemlich genau überein und ergaben auch nur geringe Abweichungen von Schneiders (84, p. 208—209) Beschreibung der Haliotis-Retina.

Als stark pigmentierte Zellen erscheinen die „indifferenten Zellen" (*pi.z*) (Stützzellen von Schneider, Pigmentzellen von Bäcker). Sie sind distal stark verbreitert und am pigmentreichsten, nach unten laufen sie keilförmig zu und schwellen um die ziemlich basal gelegenen, spindelförmigen, chromatinreichen, dunkelgefärbten Kerne (*pi.z.k*) wieder etwas an, um dann in einer Faser (*fs*) zu enden. Das Pigment hört nach dem Kerne zu auf. Wie bei Turbo rugosus geht von dem distalen Ende jeder dieser indifferenten Zellen ein durch Hämatoxylin und van Gieson-Gemisch rosa gefärbter Strang (*sek*) aus, der sich in dem Glaskörper (*c.v*) des Auges aufzulösen scheint. „Der Strang besteht offenbar aus der gleichen Substanz wie der Glaskörper und ist als Sekretstrang aufzufassen, die Zellen als zugehörige sezernierende Zellen." Hesse (68, p. 580).

Die Lücken zwischen diesen indifferenten Zellen werden ausgefüllt von den Sehzellen (Sinneszellen von Schneider) (Textfigur 55 A *sch.z*), die gerade umgekehrt wie die Pigmentzellen sich basal erweitern und distal verschmälern, sodaß sie dort von den indifferenten Zellen fast ganz überdeckt werden. Die Kerne (*sch.z.k*) liegen in dem erweiterten basalen Zellteile unterhalb der Kerne der Pigmentzellen und sind im Gegensatze zu diesen chromatinarm und hell gefärbt, ihrer Gestalt nach sind sie oval und größer. Ob die Sehzellen an der Basis in eine Nervenfaser übergehen, konnte ich nicht erkennen. Stäbchenbildung am distalen verschmälerten Zellenende, wie bei Turbo rugosus und Haliotis tuberculata, ließ sich nicht feststellen an meinem Material, wohl aber fand ich auf Querschnitten senkrecht zu der Längsachse der Retinazellen (Textfig. 55 B) in der Mitte der Sehzelle eine Neurofibrille (*n.f*), wie Hesse (68, Taf. XXXV, Fig. 11) auch bei Turbo rugosus abbildet, woraus sich wohl nach Analogie auf das Vorhandensein von Stäbchen nach Art der Fibrillenpinsel schließen läßt. Auf derartigen Querschnitten sah ich auch in den Stäbchenzellen Pigmentkörner (*pig*), wenn auch in weit loserer

Menge als in den indifferenten Zellen, also ein Verhalten wie das von Hesse (68, p. 581) bei Murex brandaris geschilderte. Doch scheinen die Pigmentkörner nur auf den distalen Teil des Zelleibes beschränkt zu sein, denn in der Nähe des Kernes waren sie nicht mehr zu finden.

Somit besteht, um es noch einmal zusammenzufassen, die Retina aus pigmentreichen, sezernierenden indifferenten Stützzellen und pigmentarmen Sehzellen mit wahrscheinlicher Stäbchenbildung. Der Glaskörper ist ein Sekret der indifferenten Zellen.

Geringe Abweichungen ergaben sich in dem Bau der Retinazellen einmal insofern, als sie bei Ph. t. niedriger und ihre Kerne im Verhältnis zum Zelleib größer, bei M. t. aber höher als bei G. c. waren, dann bei Ph. t. das Pigment braun, bei M. t. und G. c. schwarzbraun erschien und schließlich die Sekretstränge der indifferenten Zellen bei Ph. t. länger waren.

e) Die Statozysten.

Die Otozysten oder Statozysten liegen als zwei ovale Blasen jederseits vorne auf der Oberseite der ersten Fußstrangkommissur (Textfig. 50 *stat*). Sie sind umgeben von faserigem Bindegewebe mit langgestreckten, dunklen Kernen (Taf. V, Fig. 15 *bdg*), das beide Kapseln voneinander trennt.

Die Wand der Statozysten besteht aus einem einschichtigen, kubischen Epithel, das nach dem Bau der Kerne aus zweierlei Zellen besteht. Die Kerne der einen Zellart (cp_1) sind rund und hell wegen Chromatinarmut, die Kerne der anderen Zellart (ep_2) etwas kleiner, reich an Chromatin und dunkel gefärbt. Beide Zellarten scheinen miteinander regelmäßig abzuwechseln. Nur vereinzelt gelang mir der Nachweis von Sinnesborsten. Diese scheinen nur in der Einzahl den hellkernigen Zellen (Taf. V, Fig. 15 *fs*) zuzukommen und ich darf wohl, wie Kleinsteuber (95, p. 462) bei Calyptraeiden, hierin Sinneszellen sehen, während die dunkelkernigen Zellen als Stützzellen aufzufassen sind. Das Innere der Blasen ist nach de Lagaze-Duthiers (5) erfüllt von der Endolymphe, einer Flüssigkeit, in der die Gehörsteinchen, von den vibrierenden Wimpern der Wand getrieben, umherschwimmen sollen. Die zahlreichen kalkigen Otoconien oder Gehörsteinchen (*ok*) sind im jungen Zustande rund, im älteren oval und ein dreiachsiges Ellipsoid. Sie bestehen aus mehreren konzentrischen Schichten um einen Wachstumsmittelpunkt, von

denen die inneren die Farbe am stärksten annehmen. Sie sind nicht doppelbrechend.

An das Epithel der Kapsel tritt der Statozystennerv (*stat.n*) in der oberen Ecke heran, er verbreitet sich über die ganze Wand und seine Fasern sollen nach DE LAGAZE DUTHIERS (5) bis in die einzelnen Epithelzellen gehen. Diese Verbindung konnte ich nicht feststellen. Der Statozystennerv dringt jederseits in die obere Ganglienzellenschicht des Pleuralganglions ein (Textfig. 50 *stat.n*) und ich konnte seine Fasern nach oben in das Zerebropleuralkonnektiv umbiegen sehen. PELSENEER (38) und DE LAGAZE DUTHIERS (5) verfolgten sie sogar bis in das Zerebralganglion hinauf. Meine Beobachtungen machen auch dies wahrscheinlich. Trotzdem hält THIELE (42, p. 587) „die Pleuralganglien für die primitiven Zentren der Otozysten, da es doch höchst wahrscheinlich ist, daß diese ventralen Organe auch im Anfange von ventralen Ganglien innerviert werden; wenn sich dann Faserzüge zu den Zerebralganglien herausbilden, so wird das jedenfalls eine sekundäre Erscheinung sein".

Die Höhlung der Statozyste setzt sich in Gestalt eines dünnen Kanales noch ein Stück in den Hörnerven fort, wie ich bei M. t. sehen konnte. Doch fand ich darin niemals Gehörsteinchen, wie RANDLES (73) von anderen Trochiden und DE LAGAZE DUTHIERS (5) von Patella und überhaupt vielen Prosobranchiern berichten.

Die Statozysten sind eher als Gleichgewichtsorgane denn als Gehörorgane anzusehen und dienen wahrscheinlich zur Wahrnehmung von Erschütterungen und Lagebeziehungen. Die Otoconien stoßen hierbei an die Sinnesborsten des Epithels und üben dadurch einen Reiz aus, der durch den Statozystennerv auf das nervöse Zentrum übertragen wird.

XI. Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse.

1. Die Schale besteht aus einem Periostracum, einem dreischichtigen Ostracum bei G. c., einem zweischichtigen bei M. t. und Ph. t., und einem Hypostracum.

2. In der Haut von Ph. t. fehlt das Pigment.

3. Die beiden Kopflappen sind nur bei M. t. und G. c. vorhanden, Ph. t. besitzt keine.

4. Bei Ph. t. findet sich am Vorderende des Fußes eine tiefe Fußdrüse.

5. Das Rückenende des Fußes ist bei M. t. eine starke, bei G. c. eine schwache *Drüsenfläche*.

6. Der *Nackenteil* des *Epipodiums* ist bei M. t. und G. t. *gelappt* oder *gefranst*, bei Ph. t. aber *glatt*.

7. Das *Epipodium* trägt bei M. t. und G. c. jederseits 3 Fühler und 4 Seitenorgane, bei Ph. t. 4 Fühler und 6 Seitenorgane.

8. *Querstreifung* findet sich in der Herz- und Schlundkopfmuskulatur.

9. Die *Hypobranchialdrüse* liegt rechts und links vom Mastdarm; die rechte Hälfte ist das von HALLER für ein Rudiment der rechten Kieme gehaltene Gebilde.

10. Die zwei *Nieren* sind physiologisch verschieden, die linke („Papillärsack“) ist wahrscheinlich eine *Blutdrüse*, die rechte ist das eigentliche Ausscheidungsorgan und besitzt bei Ph. t. einen großen, bei M. t. und G. c. einen kleinen *Vorderlappen*. Jede der beiden Nieren ist durch einen *Renoperikardialkanal* mit dem Herzbeutel verbunden.

11. Die *Geschlechtsdrüse* mündet durch einen Gang in die rechte Niere und benutzt den Ureter als Ausführgang für ihre Produkte.

12. Beide *Nieren* berühren sich unter dem Herzbeutel, stehen aber *nicht miteinander in Verbindung*.

13. Die *Speicheldrüsen* sind bei M. t. und G. c. beide ein einfacher Schlauch, bei Ph. t. verzweigt.

14. Am Eingang des Mundes befinden sich bei Ph. t. zwei kräftige *Kiefer*, bei M. t. und G. c. zwei schwache Kieferplatten, die bei letzteren auf einem von Muskelzügen durchzogenen *Knorpelpolster* ruhen.

15. Die *Zungenknorpel* bestehen aus einem langen Vorderpaar und einem kleinen Hinterpaar und sind durch ein Ligament untereinander verbunden. Bei Ph. t. liegt das linke Paar tiefer als das rechte.

16. Die *Radulascheide* ist zwischen den beiden Knorpelpaaren eingebettet, bei Ph. t. aber liegt sie nur auf dem linken Paar. Hinten legt sie sich über den Schlund und endet in einer *doppelten Wurzel*; sie macht dabei eine Drehung von ungefähr 180°.

17. Der Schlund ist zu einem zottenreichen *Kropfe* erweitert und ungefähr um 180° gedreht.

18. Der Magen hat bei M. t. und G. c. einen blindsackartigen Anhang, das *Caecum*, dieses fehlt bei Ph. t.

19. Die zweilappige Mitteldarmdrüse mündet bei M. t. und G. c. durch zwei, bei Ph. t. durch einen Gallengang in den Magen und hat zweierlei Drüsenzellen. Sie besitzt sowohl resorptive als auch sekretorische Funktion.

20. Die beiden Zerebralganglien sind durch eine unter dem Boden der Mundhöhle herziehende Labialkommissur untereinander verbunden.

21. Das Supraintestinal- und das Subintestinalkonnektiv kreuzen sich bei M. t. und G. c. hinter den Pleuralganglien und bilden eine Achterschlinge. Bei Ph. t. zieht der Supraintestinalnerv schon vor den Pleuralganglien über den Kropf nach links und kreuzt auf diese Weise überhaupt nicht den Subintestinalnerv. Die Chiastoneurie fehlt also bei Ph. t.

22. Im Verlauf des Supraintestinalnerven findet sich ein Supraintestinalganglion, das mit dem Kiemenganglion anastomosiert. Eine zweite Anastomose verbindet es mit dem linken Mantelnerven, diese fehlt bei Ph. t.

23. Der Subintestinalnerv ist bei M. t. durch zwei, bei G. c. durch eine, bei Ph. t. durch keine Anastomose mit dem rechten Mantelnerv verbunden. Er besitzt kein Subintestinalganglion.

24. Der Kiemennerv besteht nur aus einem durch den Stützstab ziehenden dicken Vorderast.

25. Die Fußstränge sind in die Länge gezogene Pedalganglien, bilden eine morphologische und histologische Einheit und sind untereinander durch Querkommissuren verbunden. Sie geben Sohlennerven, Seitennerven und Epipodialnerven ab. Die vorderen Fußnerven besitzen keine Querkommissur.

26. Das Epipodium wird von den einheitlichen Fußsträngen und den Zerebropedalkonnektiven innerviert und ist nicht als ein Teil des Mantels, sondern des Fußes zu betrachten.

27. Der Statozystennerv zieht durch die Rinde der Pleuralganglien in das Zerebropleuralkonnektiv und gelangt wahrscheinlich bis zum Zerebralganglion.

In der Einleitung habe ich schon gesagt, daß Randles (73) nur die beiden europäischen Untergattungen Calliostoma und Gibbula bestehen läßt. Daß Photinula taeniata in keine dieser beiden einzureihen ist, haben diese Untersuchungen wohl schon zur Genüge gezeigt; die anatomischen Unterschiede zwischen der

feuerländischen Form einerseits und Monodonta turbinata und Gibbula cineraria andererseits sind doch zu tiefgreifend.

Um die gemeinsamen und abweichenden Merkmale der drei von mir untersuchten Arten noch einmal gegenüberzustellen, habe ich sie in folgender Tabelle nebeneinandergeordnet. Das Fehlen eines Merkmales habe ich mit einem Minuszeichen (—), das Vorhandensein mit einem Pluszeichen (+) ausgedrückt.

Merkmale	Monodonta turbinata	Gibbula cineraria	Photinula taeniata	Calliostoma
Speicheldrüsen . . .	tubulös	tubulös	azinös	azinös
Kiefer	schwach	schwach	stark	stark
Knorpel im Kieferpolster	+	+	—	?
Zungenknorpel . . .	symmetrisch	symmetrisch	asymmetrisch	symmetrisch
Radulaformel	∞·5·1·5·∞	∞·5·1·5·∞	∞·7·1·7·∞	∞·5·1·5·∞
Caecum	+	+	—	+ oder —
Gallengänge	2	2	1	2
Seitentaster } jederseits	3	3	4	4 oder 5
Seitenorgane } jederseits	4	4	6	+ oder —
Vordere Fußdrüse . .	—	—	+	+
Kopflappen	+	+	—	+ oder —
Nackenepipodium . .	gefranst	gefranst	glatt	glatt
Subokulartentakel . .	+	+	—	+ oder —
Nephridialdrüse . .	groß	groß	klein	?
Vorderlappen der r. Niere	sehr schwach	schwach	stark	stark
Eiweißdrüse	+	—	+	+
Chiastoneurie (normal)	+	+	—	+
Anastomose zwischen l. Mantelnerv und Supraintestinalnerv	+	+	—	+
Anastomosen zwischen r. Mantelnerv und Subintestinalnerv	2	1	—	?

In die Tabelle habe ich noch die Untergattung Calliostoma aufgenommen nach den Angaben von Randles (73), der mehrere ihrer Arten untersucht hat. Aus der Tabelle ersieht man, daß Calliostoma eine Mittelstellung einnimmt. Die Hauptunterscheidungsmerkmale liegen in der vorderen Fußdrüse, dem Vorderlappen der rechten Niere, der Eiweißdrüse, der Anzahl der Seitentaster und Seitenorgane, den Speicheldrüsen, der Zahl der Gallengänge, der Kreuzung der Viszeralkonnektive und den Anastomosen zwischen den beiden Mantelnerven und dem Supra- bzw. Subintestinalnerv.

Einige Merkmale, wie der große Vorderlappen der rechten Niere und die fast noch unentwickelte Nephridialdrüse, die bei

höheren Prosobranchiern so stark ausgebildet ist, weisen darauf hin, daß Photinula taeniata noch ursprünglicher gebaut ist und Pleurotomaria und dadurch auch der hypothetischen Urform der Prosobranchier näher steht. Das Fehlen einer richtigen Chiastoneurie ist hinwieder ein vom ursprünglichen Zustand weit entferntes Merkmal. Jedenfalls geben die mancherlei Abweichungen im Bau Grund genug, die Art Photinula taeniata in eine selbständige Untergattung von Trochus zu stellen.

Jena im Juni 1913, Zoologisches Institut.

Literaturverzeichnis.

1) Leydig, Fr., Über Paludina vivipara. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. II, 1850.
2) Johnston, Georg, Einleitung in die Conchyologie, 1853.
3) Pagenstecher, A., Untersuchungen über niedere Seetiere aus Cette, V. Über Muskelquerstreifung bei Trochus zizyphinus. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XII, 1863.
4) Troschel, F. H., Das Gebiß der Schnecken. Fortgesetzt durch Thiele, Bd. II, 1866—1893.
5) de Lagaze Duthiers, H., Otocystes ou capsules auditives des Mollusques (Gastéropodes). Archiv de Zool. exp., Vol. I, 1872.
6) Leydig, Fr., Die Hautdecke und Schale der Gastropoden nebst einer Übersicht der einheimischen Limacinen. Archiv f. Naturgesch., Jahrg. 42, 1876.
7) v. Jhering, H., Zur Morphologie der Niere der sog. Mollusken. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXIX, 1877.
8) Ders., Vergleichende Anatomie des Nervensystems und Phylogenie der Mollusken. Leipzig 1877.
9) Ders., Über die Hautdrüsen und Hautporen der Gastropoden. Zool. Anz., Bd. I, 1878.
10) Spengel, J. W., Die Geruchsorgane und das Nervensystem der Mollusken. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXXV, 1881.
11) Carrière, J., Die Fußdrüse der Prosobranchier und das Wassergefäßsystem der Lamellibranchier und Gastropoden. Archiv f. mikr. Anat., Bd. XXI, 1882.
12) Barfurth, D., Über den Bau und die Tätigkeit der Gastropodenleber. Archiv f. mikr. Anat., Bd. XXII, 1883.
13) Brock, J., Untersuchungen über die interstitiellen Bindesubstanzen der Mollusken. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXXIX, 1883.
14) Flemming, W., Über Organe vom Bau der Geschmacksknospen an den Tastern verschiedener Mollusken. Archiv f. mikr. Anat., Bd. XXIII, 1884.
15) Haller, B., Untersuchungen über marine Rhipidoglossen, I. Studie. Morph. Jahrb., Bd. IX, 1884.
16) Houssay, F., Recherches sur l'opercule et les glandes du pied des Gastéropodes. Archiv de Zool. exp., Sér. II, Vol. II, 1884.

17) Wegmann, H., Contributions à l'histoire naturelle des Haliotides. Archiv de Zool. exp., Sér. II, Vol. II, 1884.

18) de Lagaze Duthiers, H., De l'epipodium chez quelques Gastéropodes. Compt. rend. Acad. Sci. Paris, T. C. 1885.

19) Frenzel, J., Über die Mitteldarmdrüse der Mollusken. Archiv f. mikr. Anat., Bd. XXV, 1885.

20) Hilger, C., Beiträge zur Kenntnis des Gastropodenauges. Morph. Jahrb., Bd. X, 1885.

21) Rössler, R., Die Bildung der Radula bei den cephalophoren Mollusken. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XLI, 1885.

22) Boutan, L., Recherches sur l'anatomie et développement de la Fissurelle. Archiv de Zool. exp., Sér. II, Vol. IIIbis, 1886.

23) Frenzel, J., Mikrographie der Mitteldarmdrüse der Mollusken. I. Teil: Allgemeine Morphologie und Physiologie des Drüsenepithels. Nova Acta Acad. Leop.-Carol. Wien, Bd. XLVIII, 1886.

24) Haller, B., Untersuchungen über marine Rhipidoglossen. II. Studie: Textur des Zentralnervensystems und seiner Hüllen. Morph. Jahrb., Bd. XI, 1886.

25) Ders., Beiträge zur Kenntnis der Niere der Prosobranchier. Morph. Jahrb., Bd. X, 1886.

26) Bouvier, E. L., Système nerveux, morphologie générale et classification des Gastéropodes prosobranches. Ann. Sci. Nat. Zool., Sér. VII, T. III, 1887.

27) v. Jhering, H., Gibt es Orthoneuren? Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XLV, 1887.

28) Pelseneer, P., Sur la valeur morphologique de l'epipodium des Gastéropodes rhipidoglosses. Compt. rend. Acad. Sci. Paris, T. C. V., No. 14, 1887.

29) Ders., Sur l'epipodium des Mollusques. 1re note, Bull. scientif. de France et de Belg., T. XIX, 1888.

30) Brock, F., Zur Neurologie der Prosobranchier. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XLVIII, 1889.

31) Perrier, Remy, Recherches sur l'anatomie et l'histologie du rein des Gastéropodes prosobranches. Ann. Sci. Nat. Zool., Sér. VII, T. VIII, 1889.

32) Tryon, Manual of Conchology. Vol. XI; Trochidae, Philadelphia 1889. Continuation by H. A. Pilsbry.

33) Carus, Victor, Fauna Mediterranea. Vol. II, Stuttgart 1889 bis 1893.

34) Bernard, Felix, Recherches sur les organes palléaux des Gastéropodes prosobranches. Ann. Sci. Nat. Zool., Sér. VII, T. IX, 1890.

35) Grobben, C., Die Perikardialdrüse der Gastropoden. Arbeit. Zool. Inst. Wien, Bd. IX, 1890.

36) Pelseneer, P., Sur l'epipodium des Mollusques. 2me note. Bull. scientif. de France et de Belg., T. XXII, 1890.

37) Thiele, J., Über Sinnesorgane der Seitenlinie und das Nervensystem der Mollusken. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XLIX, 1890.

38) Pelseneer, P., Sur l'epipodium des Mollusques. 3[me] note. Bull. scientif. de France et de Belg., T. XXIII, 1891.
39) von Erlanger, R., On the paired nephridia of Prosobranchs. Quart. Journ. of Micr. Sci., Vol. XXXIII, 1892.
40) Fischer, H., Recherches sur la morphologie du foi des Gastéropodes. Bull. scientif. de France et de Belg., T. XXIV, 1892.
41) Moynier de Villepoix, Sur la formation et l'accroissement de la coquille des mollusques. Journ. de l'Anat. et de la Physiol., Paris, Ann. XXVIII, 1892.
42) Thiele, J., Beiträge zur Kenntnis der Mollusken. I. Über das Epipodium. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LIII, 1892.
43) Frenzel, J., Mikrographie der Mitteldarmdrüse der Mollusken. II. Teil: Spezielle Morphologie des Drüsenepithels. Nova Acta Acad. Leop.-Carol., Wien, Bd. LX, 1893.
44) Loisel, G., Les cartilages linguaux des Mollusques. Journ. de l'Anat. et de la Physiol. Paris, Ann. XXIX, 1893.
45) Thiele, J., Beiträge zur Kenntnis der Mollusken. II. Über die Molluskenschale. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LV, 1893.
46) Haller, B., Studien über docoglosse und rhipidoglosse Prosobranchier. Leipzig 1894.
47) Bloch, J., Die embryonale Entwicklung der Radula von Paludina vivipara. Jen. Zeitschr. f. Nat., Bd. XXX, 1895.
48) Thiele, J., Zur Phylogenie der Gastropoden. Biol. Centralbl., Bd. XV, 1895.
49) Auerbach, L., Untersuchungen über die Spermatogenese von Paludina vivipara. Jen. Zeitschr. f. Nat., Bd. XXX, 1896.
50) Pelseneer, P., Les reins, les glandes génitales et leurs conduits dans les Mollusques. Zool. Anz., Bd. XIX, Nr. 499, 1896.
51) Plate, L., Bemerkungen über die Phylogenie und die Entstehung der Asymmetrie der Mollusken. Zool. Jahrb. Anat., Bd. IX, 1896.
52) Simroth, H., Gastropoda prosobranchia. Bronns Klassen uud Ordnungen des Tierreiches, Bd. III, Molluska. Leipzig 1896—1907.
53) Thiele, J., Beiträge zur Kenntnis der Mollusken. III. Über Hautdrüsen und ihre Derivate. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXII, 1897.
54) Amaudrut, A., La partie antérieure du tube digestif et la torsion chez les Mollusques gastéropodes. Ann. Sci. Nat. Zool., Sér. VIII, T. VII, 1899.
55) Bouvier, E. L. et Fischer, H., Etude monographique des Pleurotomaires actuels. Archiv de Zool. exp., Sér. III, T. VI, 1898.
56) Pelseneer, P., Recherches morphologiques et phylogénétiques sur les Mollusques Archaiques. Mémoirs couronnés et Mém. des savants étrangèrs, publiés par l'Acad. royale de Belgique, T. VLII, 1898.
57) Biedermann, W. und Moritz, P., Über die Funktion der sogenannten „Leber" der Mollusken. Archiv f. die gesamte Physiol., Bd. LXXV, 1899.

58) Haller, B., Betrachtungen über die Phylogenese der Gonade und deren Mündungsverhältnisse bei Prosobranchiern. Zool. Anz., Bd. XXIII, Nr. 607, 1900.
59) Ders., Erklärung. Zool. Anz., Bd. XXIII, Nr. 612, 1900.
60) Hescheler, K., „Mollusca" in A. Lang: Lehrbuch d. vergl. Anatomie d. wirbellosen Tiere. Jena 1900.
61) Robert, A., Le Troque (Trochus turbinatus Born). Zoologie descriptive des Invertébrés, T. II, Paris 1900 (Octave Doin Éditeur).
62) Biedermann, W., Untersuchungen über Bau und Entstehung der Molluskenschalen. Jen. Zeitschr. f. Nat., Bd. XXXVI, 1901.
63) Hescheler, K., Über die Gattung Pleurotomaria. Biol. Centralblatt, Bd. XXI, 1901.
64) Tobler, M., Zur Anatomie von Parmophorus intermedius, Reeve. Jen. Zeitschr. f. Nat., Bd. XXXVI, 1901.
65) Woodward, M. F., The Anatomy of Pleurotomaria Beyrichii. Quart. Journ. Micr. Sci., Vol. XLIV, 1901.
66) Fleure, H. J., On the relations of the kidneys in Haliotis tuberculata etc. Quart. Journ. Micr. Sci., Vol. XLVI, 1902.
67) Hesse, R., Über die Retina des Gastropodenauges. Verh. d. deutsch. zool. Ges., 1902.
68) Ders., Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. 8. Weitere Tatsachen, Allgemeines. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXII, 1902.
69) Lange, A., Über Bau und Funktion der Speicheldrüsen bei Gastropoden. Anat. Hefte, Bd. XIX, 1902.
70) Robert, A, Recherches sur le dévellopement des Troques. Archiv de Zool exp., Sér. III, T. X, 1902.
71) Thiele, J., Die systematische Stellung der Solenogastren und die Phylogenie der Mollusken. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXXII, 1902.
72) Fleure, H. J., Zur Anatomie und Phylogenie von Haliotis. Jen. Zeitschr. f. Nat., Bd. XXXIX, 1904.
73) Randles, W. B., Observations on the Anatomy and Affinities of the Trochidae. Quart. Journ. Micr. Sci., Vol. XLVIII, 1904.
74) Totzauer, R. J., Nieren und Gonadenverhältnisse von Haliotis. Jen. Zeitschr. f. Nat., Bd. XXXIX, 1904.
75) Ainsworth Davis, J. R., Bionomical Considerations in Gastropod Evolution. Journ. of Malacology, 1905.
76) Spillmann, J., Zur Anatomie und Histologie des Herzens und der Hauptarterien der Diotocardier. Jen. Zeitschr. f. Nat., Bd. XL, 1905.
77) Strebel, H., Beiträge zur Kenntnis der Molluskenfauna der Magalhaen-Provinz. II. Die Trochiden. Zool. Jahrb., Suppl.-Bd. VIII, Festschrift Möbius, 1905.
78) Haller, B., Über das Nephrocoelom von Fissurella, Nacella und Chiton. Jen. Zeitschr. f. Nat., XLI, 1906.
79) Retzius, G., Die Spermien der Gastropoden. Biologische Untersuchungen, Neue Folge, Bd. XIII, 1, 1906.

80) Schaffer, J., Über den feineren Bau des sogenannten Zungenknorpels der Gastropoden. Verh. d. k. k. Zool.-Bot. Ges. Wien, Bd. LVI, 1906.
81) Fleure, H. J. and Gettings, M. M., Notes on common species of Trochus. Quart. Journ. Micr. Sci., Vol. LI, 1907.
82) Robert, A. et Remarques, Sur la progression des Rhipidoglosses. Bull. soc. Zool. France, T. XXXII, 1907.
83) Sollas, Ingerna, B. J., The Molluscan Radula: its chemical composition, and some points in its Development. Quart. Journ. Micr. Sci., Vol. LI, 1907.
84) Schneider, K. C., Histologisches Praktikum der Tiere. Jena 1908.
85) Koltzoff, N., Studien über die Gestalt der Zelle. 2. Untersuchungen über das Kopfskelett des tierischen Spermiums. Archiv f. Zellforsch., Bd. II, 1909.
86) Nowikoff, M., Über den Chromidialapparat in den Zellen des Subradularknorpels von Haliotis tuberculata. Anat. Anz., Bd. XXXIV, 1909.
87) Bourne, G. C., On the Anatomy and Systematic Position of Incisura (Scissurella) Lytteltonensis. Quart. Journ. Micr. Sci., Vol. LV, 1910.
88) Biedermann, W., Die Aufnahme, Verarbeitung und Assimilation der Nahrung. Handbuch d. vergl. Physiol., hrsg. von H. Winterstein; Bd. II, p. 929—940. Jena 1910—1911.
89) Gutheil, F., Über den Darmkanal und die Mitteldarmdrüse von Anodonta cellensis Schröt. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XCIX, Heft 3, 1911.
90) Merton, H., Quergestreifte Muskulatur und vesikulöses Gewebe der Gastropoden. Zool. Anz., Bd. XXXVII, Nr. 26, 1911.
91) Naef, A., Studien zur generellen Morphologie der Mollusken. I. Teil: Über Torsion und Asymmetrie der Gastropoden. Ergebn. u. Fortschr. d. Zool., Bd. III, Heft 2, Jena 1911.
92) Jordan, H., Die Leberfrage bei wirbellosen Tieren. Zool. Jahrb., Suppl. XV, 3, Festschr. f. J. W. Spengel, 1912.
93) Meisenheimer, J., Die Weinbergschnecke. Leipzig 1912.
94) Nowikoff, M., Studien über das Knorpelgewebe von Wirbellosen. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. CIII, 1912.
95) Kleinsteuber, H., Die Anatomie von Trochita, Calyptraea und Janacus. Zool. Jahrb., Suppl. XIII: Fauna chilensis, Bd. IV, Heft 3, 1913.
96) Schaffer, J., Über den feineren Bau und die Entwicklung des Knorpelgewebes und über verwandte Formen der Stützsubstanz. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. CV, Heft 2, 1913.

Erklärung der Abkürzungen.

abfg	abführendes Kiemenblättchengefäß.
ab. g	Abdominalganglion.
aft	After.
ahb	Aufhängeband der Kieme.
aoc	Aorta cephalica.
aov	Aorta visceralis.
bas. ep	Bodenepithel der Radulascheide.
basm	Basalmembran.
b. c	Buccalkommissur.
bdg	Bindegewebe.
b. g	Buccalganglion.
blg	Blutgefäß.
br. g	Branchial- oderKiemenganglion.
buc. t	Buccaltasche.
bz. ch	Bildungszellen des Eihäutchens.
caec	Caecum.
cb. c	Zerebralkommissur.
cb. g	Zerebralganglion.
cchit	cellules chitogénes.
chl	Chitinleiste desKiemenblättchens.
chst	Chitinstäbchen der Kiefer.
cp. con	Zerebropedalkonnektiv.
cpl. con	Zerebropleuralkonnektiv.
cut	Kutikula.
c. v	Corpus vitreum oder Glaskörper.
daf	Dachfurche der Mundhöhle.
dda	Dünndarm.
ddrf	dorsale Drüsenfläche des Fußes.
d. ep	Dachepithel der Radulascheide.
d. fu	dorsale Furche des Mastdarmes.
d. k	degenerierte Kerne.
dot	Dotterkörner.
dr	Drüsenzelle.
drb	Drüsenbeutel der Eiweißdrüse.
dr. ep	Drüsenepithel der Mundhöhle.
echl	Enterochlorophyllkörner.
ed	Enddarm.
eh	dünnes äußeres Eihäutchen.
eiwdr	Eiweißdrüse.
em	dicke innere Eimembran.
ep	Epithel.
epbe	Epithelbecher.
epl. n	Epipodiallappennerv.
epp	Epipodium.
epp. n	Epipodialnerv.
fa	Faltenepithel.
flep	hohes Flimmerepithel derKiemenblättchen.
fs	Faser.
g. col. n	großer Kolumellarnerv.
gfs	großer Fußsinus.
gg	Gonadengang.
go	Gonade.
grs	Grenzschicht.
gz	Ganglienzelle.
hemu	Herzmuskel.
hkn	Hinterknorpel.
ho	Hypostracum.
hrn	Hinterlappen d. rechten Niere.
hw	Hautwarzen.
hyp	Hypobranchialdrüse.
k	Kern.
kan	Kanal.
kaz	Kalkzellen.
kbl	Keimbläschen.
kep	Keimepithel.
kez	Keulenzellen der Leber.
kfl	Keimfleck.
ki	Kieme.
kia	Kiemenarterie.
kibl	Kiemenblättchen.
kief	Kiefer.
kin	Kiemennerv.

kist Kiemenstützstab.
kiv Kiemenvene.
kl. n Kopflappennerv.
knkc Knorpelkern.
l. c Labialkommissur.
ldr leere Drüsenzellen.
lf Längsfurche.
lfalt Längsfalte des Kropfes.
lig Ligament.
l. mu Längsmuskel.
lni linke Niere.
l. pal. n linker Mantelnerv.
lrpk linker Renoperikardialkanal.
ma Magen.
maf Mantelfurche.
mag Mantelgefäß.
mah Mantelhöhle.
man Mantel.
mans Muskelansatz.
mat. basm Matrixzellen der Basalmembran.
mau Mantelunterseite.
mda Mastdarm.
mdr Mitteldarmdrüse.
mikr Mikropyle.
mlni Mündung der linken Niere.
mn Mantelnerven.
m. n Mundnerv aus dem Buccalganglion.
mpl Mittelplatte des Kiefers.
mu Muskulatur.
mudr muköse Drüsenzellen.
muf Muskelfaser.
muk Muskelkern.
mur Mündung des Ureters.
mvd Mündung der vorderen Fußdrüse.
mz Mittelzahn der Radula.
nar Nahrungsrinne des Kropfes.
ne Nerv.
neph. d Nephridialdrüse.
n. f Neurofibrillen.
nis Nierensinus.
no Nervus olfactorius oder Osphradialnerv.
od Odontoblasten.
oes Ösophagus.
ohfa obere Hinterfußarterie.
ok Otoconien.
oli Operkularlippe.
o. n Augennerv.
op Operkulum.
opmu Operkularmuskel.
opsp Operkularspalte.
os Operkularscheibe.
ost (1, 2, 3) Ostracum.
ostep Ostracumepithel.
ov Eizellen.
pap Papille.
pd. c Pedalkommissuren.
pd. st. Pedalstränge.
perc Perikard.
pero Periostracum.
ph Pharynx oder Schlundkopf.
pig Pigment.
pigf Pigmentflecken der Schale.
pi. z Pigmentzelle der Retina.
pl. g Pleuralganglion.
ppl Protoplasma.
prdr profundoepitheliale Drüsenzellen.
qmu Quermuskel der beiden Vorderknorpel.
qr Querrillen der Fußsohle.
qst Muskelquerstreifen.
rad. mu Radialmuskulatur der Fühler.
ras Radulascheide.
r. c. n Renokardialnerv.
r. col. n rechter Kolumellarnerv.
resz Resorptionszellen der Leber.
ret Retina.
r. g. n Rektogenitalnerv.
rkg rudimentäres rechtes Kiemengefäß.
rmu Rückziehmuskel der Kieme mit Nerv.
r. pal. n rechter Mantelnerv.
r. rpk rechter Renoperikardialkanal.
rz Randzähne der Radula.

rzg	rud. zuführendes Gefäß der rechten Kieme.
sa	Seitenarterie des Fußes.
sb. int	Subintestinalnerv.
schl. l. u. r.	linke u. rechte Schlundtasche.
sch. n	Schnauzennerven.
sec. g	sekundäres Ganglion im Fuß.
seh. z	Sehzelle der Retina.
sek	Sekretionsstränge.
se. n	Seitennerven des Fußes.
snz	Sinneszone der Seitenorgane.
so	Seitenorgan.
sohl. n	Sohlennerven d. Fußes.
so. n	Seitenorgannerv.
spd	Speicheldrüsen.
sp. int	Supraintestinalnerv.
sp. int. g	Supraintestinalganglion.
spl	Seitenplatten d. Kiefers.
srs	Subrektalsinus (Homologie zu Haliotis).
st.	Seitentaster.
stat.	Statozyste.
stat. n	Statozystennerv.
stift	Stiftchen der Sinneszellen aus den Seitenorganen.
st. n	Seitentasternerv.
stz	Stützzellen.
sw	Scheidewände der Knorpelzellen.
sz	Seitenzähne der Radula.
t	Kopffühler.
t. n	Kopffühlernerv.
t. zz	in die Tiefe verlagerte Zellen der Papillen.
uhfa	untere Hinterfußarterie.
ur	Ureter.
urk	Urinkammer.
v	Ventrikel.
verb. n	Verbindungsnerv.
vfa	Vorderfußarterie.
vf. n	vorderer Fußnerv.
v. fu	ventrale Furche des Mastdarmes.
vidr	visköse Drüsenzellen.
vkn	Vorderknorpel.
v. n	Viszeralnerv.
vpa	Vena pallealis anterior.
vpt	Vena pallealis transversa.
vrn	Vorderlappen d. rechten Niere.
zch	Radulazähnchen.
zufg	zuführendes Kiemenblättchengefäß.
zw	Zwickel in den Knorpelwänden.
zz	Zottenzellen.

Erklärung der Tafelabbildungen.

(Sämtliche Vergrößerungen beziehen sich auf Zeissmikroskope.)

Tafel V.

Fig. 1. a) Vorderansicht der Schale von Monodonta turbinata. Nat. Gr. b) Rückenansicht der Schale von M. turbinata. Nat. Gr. c) Vorderansicht der Schale von Gibbula cineraria, Nat. Gr. d) Vorderansicht der Schale von Photinula taeniata. Nat. Gr.

Fig. 2. Gibbula cineraria: Querschnitt durch die Pleuralganglien und die erste Pedalkommissur mit den Statozysten und dem ersten unteren Fußnervenpaar. Obj. A, Oc. 2, Tub. = 160 mm.

Fig 3. Monodonta turbinata: Längsschnitt durch den vorderen Mantelrand über dem Kopfe. Obj. A, Oc. 2, Tub. = 160 mm.

Fig. 4. Monodonta turbinata: Längsschnitt durch den hinteren Teil des Mantelrandes am Spindelmuskel. Obj. A, Oc. 2, Tub. = 160 mm.

Fig. 5. Photinula taeniatia: Längsschnitt durch eine Papille des Kropfes. Obj. A, Oc. 4, Tub. = 160 mm.

Fig. 6. Monodonta turbinata: Querschnitt durch den Speicheldrüsengang. Obj. C, Oc. 4, Tub. = 160 mm.

Fig. 7. Monodonta turbinata: Längsschnitt durch einen Teil der Hypobranchialdrüse. Obj. A, Oc. 4.

Fig. 8. Photinula taeniata: Längsschnitt durch einen Drüsenbeutel der Eiweißdrüse. Obj. A, Oc. 4, Tub. = 160 mm.

Fig. 9. Photinula taeniata: Kiefer. Obj. a_2, Oc. 2, Tub. = 160 mm.

Fig. 10. Monodonta turbinata: Querschnitt durch einen Drüsenschlauch der Mitteldarmdrüse mit zweierlei Zellen. Aus mehreren Schnitten kombiniert. Obj. D, Oc. 2, Tub. = 160 mm.

Fig. 11. Photinula taeniata: Querschnitt durch die Kieferschneide. Obj. A, Oc. 4, Tub. = 160 mm.

Fig. 12. Gibbula cineraria: Querschnitt durch den Fußstrang an der Austrittsstelle eines Seitennerven, der auch Fasern aus dem oberen Abschnitt empfängt. Aus mehreren Schnitten kombiniert. Obj. A, Oc. 2, Tub. = 160 mm.

Fig. 13. Monodonta turbinata: Längsschnitt durch eine verzweigte Papille des Kropfes. Obj. A, Oc. 4, Tub. = 160 mm.

Fig. 14. Gibbula cineraria: Längsschnitt durch ein Seitenorgan. Obj. D, Oc. 2, Tub. = 160 mm.

Fig. 15. Gibbula cineraria: Schnitt durch die Statozyste. Obj. D, Oc. 2, Tub. = 160 mm.

Fig. 16. Monodonta turbinata: Längsschnitt durch das Auge. Obj. A, Oc. 4, Tub. = 160 mm.

Ein Beitrag zur Kenntnis der Anatomie des äußeren und mittleren Ohres der Bartenwale.

Von

Dr. Herbert Hanke.

(Aus dem zoolog. Institut der Universität Breslau.)

Mit Tafel VI—VIII und 11 Figuren im Text.

Während das Ohr der Zahnwale schon mehrfach untersucht und eingehend beschrieben worden ist, ist das Ohr der ihnen verwandtschaftlich ferner, biologisch nahestehenden Bartenwale bisher niemals Gegenstand einer genaueren Untersuchung gewesen. Es finden sich allerdings eine ganze Anzahl von Einzelbeobachan diesem Organ in der Literatur verstreut, doch fehlt bisher eine zusammenfassende Arbeit. Für das Ohr der Zahnwale heben wir bereits eine als vorbildlich geltende Untersuchung von Boenninghaus (1903). An seine Arbeit werde ich mich daher im folgenden hauptsächlich halten, denn es erscheint mir besonders interessant, zu ergründen, ob und inwieweit am Gehörorgan der Bartenwale die gleichen Umformungen vor sich gegangen sind, wie sie Boenninghaus bei Zahnwalen gefunden und zu deuten versucht hat.

Von Arbeiten, die sich mit dem gleichen Gegenstand beschäftigen, führe ich vor allem an: Camper (1762), Everard Home (1812), Buchanan (1828), Hyrtl (1835), Carte and Macalister (1867), Thomas Dwight (1872), Gray (1889), Kükenthal (1893), Beauregard (1893/94), Lillie (1910) und Boas (1912).

Das Material zur vorliegenden Untersuchung verdanke ich Herrn Prof. Dr. Kükenthal, der mir einige wertvolle Bartenwalembryonen in liebenswürdigster Weise zur Verfügung stellte, wofür ihm auch an dieser Stelle mein ergebenster Dank ausgesprochen sei.

Es standen mir zur Verfügung drei Bartenwalembryonen, die ich in der Abhandlung selbst der Kürze halber mit I, II und III bezeichnen will, und zwar ist:

I ein Embryo von Balaenoptera physalus mit 1,04 m direkter Körperlänge,

II ein Embryo von Balaenoptera musculus L. mit 0,72 m direkter Körperlänge,

III ein Embryo von Balaenoptera acuto-rostrata mit 0,25 m direkter Körperlänge.

Außerdem präparierte ich einige Köpfe von Delphinus Delphis und Tursiops Tursio, um die Verhältnisse bei Zahnwalen aus eigener Anschauung kennen zu lernen. Zum Vergleich führte ich ferner die Präparation des Gehörorgans einiger landlebender Mammalia durch (Bos taurus, Ovis aries) und zog auch die reichhaltige Schädelsammlung des zoologischen Museums zu Rate.

Als einzigen, aber oft recht fühlbaren Mangel empfand ich das Fehlen erwachsenen Materials, so daß ich in dieser Beziehung ganz auf die Angaben angewiesen war, die ich in der Literatur fand.

Kapitel I.

I. Äußeres Ohr.

Das äußere Ohr der Bartenwale ist im Verhältnis zum mittleren Ohr auffallenderweise recht selten zum Gegenstand einer genaueren Untersuchung gemacht worden, obwohl es doch der am leichtesten zugängliche Teil des ganzen Gehörorgans ist, auf den man bei einer Präparation zunächst stoßen mußte. Verständlich wird dies, wenn man berücksichtigt, daß die Köpfe von Bartenwalen fast ausnahmslos erst dann zur wissenschaftlichen Untersuchung gelangen, nachdem die Tiere „abgespeckt“, d. h. nachdem die Haut mit dem darunter liegenden starken Unterhautfettgewebe abgetragen worden ist. Dadurch wurde natürlich auch das äußere Ohr, d. h. die Ohröffnung und der obere Teil des äußeren Gehörganges jedesmal vernichtet und eine nachfolgende Untersuchung mußte sich auf die des mittleren und inneren Ohres beschränken.

Es liegen infolgedessen nur spärliche Notizen über das äußere Ohr der Bartenwale vor, von denen hier zunächst die wichtigsten angeführt werden sollen: Buchanan (1833) beschrieb das äußere Ohr vom Grönlandwal (Balaena mysticetus). Seine Beschreibung ist recht ausführlich, und ich konnte seine Beobachtungen — soweit sie das äußere Ohr betreffen — durch meine Untersuchungen

an anderen Bartenwalen durchaus bestätigen. GRAY (1889) untersuchte den äußeren Teil des Gehörganges derselben Art, konnte aber das Material nicht voll ausnützen. BEAUREGARD (1893/94) gibt eine genauere Beschreibung des proximalen Teiles des Meatus auditorius externus von Balaenoptera rostrata und Balaenoptera musculus, während KÜKENTHAL (1893) die äußere Ohröffnung sowohl des erwachsenen Wales als auch die des Embryos untersuchte und beschrieb. Die Veröffentlichung von LILLIE (1910) gibt zwar eine genaue Beschreibung des äußeren Ohres, schenkt aber in mancher Beziehung gerade den hauptsächlichsten Merkmalen weniger Beachtung, so daß die schematische Zeichnung, die er vom äußeren Gehörgange gibt, nur geeignet ist, eine unrichtige Vorstellung hervorzurufen. Als neueste Abhandlung, die sich auch mit dem äußeren Gehörgang von Balaenoptera rostrata beschäftigt, ist noch zu nennen das umfangreiche Werk von BOAS (1912) über den „Ohrknorpel und den äußeren Gehörgang der Säugetiere".

Unter Benutzung der genannten bisher vorliegenden Beobachtungen und auf Grund meiner eigenen Untersuchungen will ich nun eine genauere Beschreibung des äußeren Ohres der Bartenwale zu geben versuchen, von der ich hoffe, daß sie einiges Neue bringt.

1. Äußere Öffnung.

Die Bartenwale haben weder äußere, die Körperdecke überragende, noch auch innere unter die Haut gezogene Ohrmuscheln, wie das von BOENNINGHAUS für die Zahnwale wahrscheinlich gemacht worden ist. Daß wir jedoch in diesem Fehlen einer Ohrmuschel eine sekundäre Erscheinung zu erblicken haben, beweist eine Beobachtung KÜKENTHALS an einem 20 cm langen Embryo von Balaenoptera rostrata, bei dem er Rudimente eines äußeren Ohres in der Gestalt einer Papille fand, auf der jederseits der Gehörgang ausmündete. KÜKENTHAL hält diese Papille für das zweite Stadium der Anlage des äußeren Ohres und nimmt an, daß auch bei den Bartenwalen ebenso wie bei Zahnwalen, das erste Stadium, die fünf Aurikularhöcker, vorhanden ist.

Bei den von mir untersuchten bedeutend älteren Embryonen waren diese Bildungen erklärlicherweise bereits wieder verschwunden.

Die äußere Ohröffnung ist eine nur sehr schwer wahrnehmbare Öffnung der Haut. Bei den von mir untersuchten, in Alkohol konservierten Embryonen lag sie in einigen Fällen in den Runzeln

der Haut derart versteckt, daß sie nur durch Präparation vom äußeren Gehörgang aus aufzufinden war. In den meisten Fällen konnte man sie jedoch bereits von außen her mit geringer Mühe feststellen, wozu eine leichte Braunfärbung der Ränder wesentlich beitrug. Auch bei erwachsenen Bartenwalen ist die äußere Ohröffnung nach Buchanan, Gray und Kükenthal außerordentlich klein. Wie ich aus mikroskopischen Schnitten durch diesen Teil des Gehörganges ersehen konnte, ist die Öffnung meistens durch abgestoßene Epithelien verstopft. Da sich die gleiche Erscheinung bei erwachsenen Zahnwalen vorfindet, kann man wohl annehmen, daß dieses Verstopftsein der Ohröffnung nicht nur embryonal auftritt, sondern auch dem erwachsenen Bartenwale normalerweise zukommt. Die Form der Ohröffnung ist ausgesprochen schlitzförmig, wobei der Schlitz entweder gerade oder nach Art einer Mondsichel gekrümmt ist. Seine Länge scheint für die einzelnen Arten verschieden zu sein. Sie betrug z. B.

1. bei dem 1,04 m langen Embryo von Bal. phys. 0,5 mm,
2. bei einem 0,72 m langen Embryo von Bal. musc. L. 0,75 mm,
3. bei einem 0,25 m langen Embryo von Bal. acut. rost. 0,6 mm.

Die Längsrichtung des Schlitzes liegt in der Verlängerung der Linie Oberkieferspitze—Auge. Die Entfernung der Ohröffnung vom hinteren Augenwinkel war:

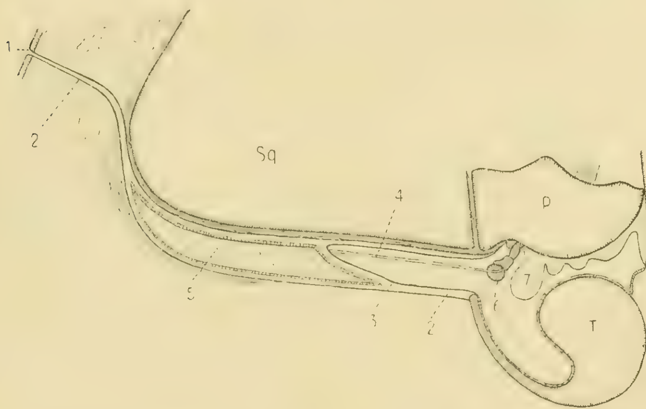
		rechts	links
bei	I	7,5	6,75 cm
„	II	5,2	4,75 „
„	III	2,6	2,45 „

Es betrug also, wie aus dieser Tabelle hervorgeht, die Entfernung auf der linken Seite in jedem Falle einige Millimeter weniger als auf der rechten, eine Tatsache, die um so beachtenswerter erscheint, als sich eine gewisse Asymmetrie der beiden Kopfseiten hinsichtlich der Lageverhältnisse oder Entwicklungsstufe des Gehörorgans auch noch in anderer Beziehung mehrfach feststellen ließ, wie weiter unten erwähnt wird.

2. Der äußere Gehörgang.

Der äußere Gehörgang der Bartenwale (Fig. 1) stellt in seinem ganzen Verlaufe ein rein membranöses, wenig gekrümmtes Rohr

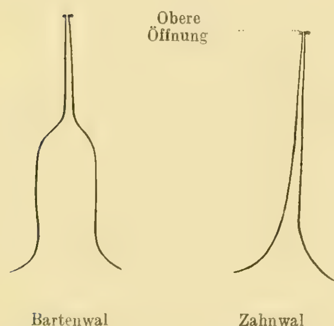
dar. Seine Länge betrug bei I 41 mm, gemessen von der äußeren Ohröffnung bis zum oberen Rande der Bulla tympanica, d. h. bis zum Processus medius bullae, wenn ich die von Boenninghaus bei Zahnwalen angewandten Bezeichnungen übernehme. Bei II betrug seine Länge nur 31,5 mm und stand damit etwa in dem gleichen Verhältnis zur Gesamtlänge des Kopfes. Der Verlauf des membranösen Gehörganges war bei den von mir untersuchten Embryonen im allgemeinen geradlinig, nur zeigte er über den Rand des Squamosum hinweg eine schwache Krümmung. Nach Buchanan nimmt er bei ausgewachsenen Tieren eine mehr gewundene Form an, die allem Anschein nach durch die erhebliche



Textfig. 1. Schematischer Schnitt durch das Gehörorgan der Bartenwale. *1* Äußere Gehörgangsöffnung. *2* Membranöser Gehörgang. *3* Trommelfell. *4* Bändchen, das das Trommelfell mit dem Hammer verbindet. *5* Körper im membranösen Gehörgang. *6* Gehörknöchelchenkette. *7* Schleimhautverdickung der Paukenhöhle.

Vergrößerung und das Hervorwachsen des Squamosums bedingt wird. Frei präpariert bietet der äußere Gehörgang nach Form und Weitenverhältnissen ein recht typisches Bild, das ihn von dem der Zahnwale auf den ersten Blick unterscheiden läßt (Fig. 2). Während er in der äußeren Hälfte seines Verlaufes eine dünne Röhre fast ohne Lumen darstellt, die sich nach innen zu nur wenig und ganz allmählich erweitert, geht er dann ganz unvermittelt in einen etwa 10mal so weiten Schlauch über, der nun wieder bis zu seinem proximalen Ende nur wenig an Durchmesser zunimmt. Sein Querschnitt ist länglich eirund. Schon Buchanan und Gray schildern die Verhältnisse in ähnlicher Weise. Ich fand bei I den Gang außen kaum 0,5 mm weit; sein Durchmesser nahm in der

ersten Hälfte (25 mm) bis zu 1,5 mm zu, um dann plötzlich auf 9 mm zu steigen. Der Durchmesser am Trommelfell betrug 11 mm. Bei II und III fand ich die gleichen Verhältnisse, nur daß die Masse entsprechend kleiner war (Taf. VIII, Fig. 14). Eine Knorpelbedeckung des membranösen Gehörganges ist nicht vorhanden und in seinem schlauchförmigen Teile ist er lediglich von einem festen Bindegewebe umgeben, welches ihn direkt an das Squamosum befestigt. Durchaus abweichend ist die Beschreibung, die Boas (1912) vom äußeren Gehörgange von Balaenoptera rostrata gibt. Am auffälligsten ist es, daß Boas hier noch einen kleinen Rest eines Ohrknorpels, einen kleinen Netzknorpel, vorfand. Er beobachtete eine etwa in der Mitte des membranösen Gehörganges anliegende knorpelige Masse, in deren Inneren er einen 3—4 cm langen, scharf abgesetzten Netzknorpel vorfand, der von einem dicken Perichondrium umgeben war. Keiner der früheren Forscher, die eine Präparation des äußeren Gehörganges der Bartenwale durchgeführt haben, hat etwas von der Anwesenheit eines Ohrknorpels gesehen. Ich selbst habe bei der Präparation des membranösen Gehörganges mein Hauptaugenmerk darauf gerichtet, eine Knorpelbedeckung zu finden, fand aber bei keinem der drei von mir untersuchten Bartenwalembryonen die leiseste Andeutung davon. Selbst als ich den Gehörgang mit einem Teil des umgebenden Bindegewebes in Schnitte zerlegte, war von einem Knorpel nichts zu sehen.



Textfig. 2. Schematischer Längsschnitt durch den membranösen Gehörgang (schematisch nur insofern, daß der Gehörgang als gerade verlaufend gedacht ist).

Mit der Anwesenheit eines Knorpels bei dem von Boas untersuchten Exemplare hängt vielleicht ein zweiter auffälliger Befund zusammen: die abweichende Form des Gehörganges. Nach Boas erweiterte sich der Gang schon innerhalb der Cutis und schwillt gleich unterhalb der Lederhaut zu einem geräumigen Sacke an. Dann aber verengt er sich plötzlich, und zwar gerade an der Stelle, wo ihm die knorpelige Masse anliegt. Es erscheint mir deshalb nicht ausgeschlossen, daß gerade die Anwesenheit des Knorpels diese Verengung des Ganges zur Folge hatte. Man müßte, wenn

sich die bisher isoliert dastehende Beobachtung von Boas als das Normale erweisen sollte, annehmen, daß beim erwachsenen Bartenwal folgende Veränderung des äußeren Gehörganges zu finden sei. Es legt sich im mittleren Teil ein Knorpel an, der zu einer Verengung des Ganges führt und es weitet sich das äußerste Drittel des erweiterten Ganges distalwärts vom Knorpel zu einem weiten Schlauche auf. Boas selbst gibt an, daß er seine bei der Präparation gemachten Notizen verlegt gehabt habe und daher die Beschreibung nach dem Gedächtnis hätte abfassen müssen. Da aber auch die von ihm gegebene Figur, die wohl nach der Natur angefertigt sein dürfte, die gleichen Verhältnisse wiedergibt, kann wohl nicht bezweifelt werden, daß sich seine Angaben mit den Tatsachen decken. Wir haben es hier vielleicht mit einer abweichend ausgebildeten Form zu tun, was bei dem rudimentären Charakter des äußeren Ohres der Wale vorkommen kann. Die 40—50 cm lange und 1,5 cm tiefe Knochenrinne einer ausgewachsenen Balaenoptera, die auf der Hinterseite des Squamosum zum Tympanoperioticum führt, und die nach Lillie den Gehörgang aufnimmt, ist bei den Embryonen nur durch eine schwache Vertiefung am oberen Rande des Knochens angedeutet. Die Breite dieser Rinne — über 2 cm beim erwachsenen Tier — läßt vermuten, daß sich die schlauchförmige Erweiterung des Gehörganges bei zunehmendem Alter nach oben hin verlängert, während der obere engere Teil des Gehörganges an Länge relativ abnimmt und nur die Unterhautfettschicht durchsetzt. Daß dieses tatsächlich der Fall ist, können wir aus der Beschreibung Grays entnehmen, welcher angibt, daß der Gehörgang, nachdem er unverändert den tieferen Teil der Speckschicht erreicht hatte, sich plötzlich ausdehnte und beträchtlich an Weite zunahm. Der schlauchförmig erweiterte Teil reicht also bis an den oberen Rand des Squamosum und nimmt im Laufe der embryonalen Entwicklung an relativer Länge zu, korrespondierend mit dem Größenwachstum dieses Knochens. Es fragt sich nun: ist die schlauchförmige Erweiterung des membranösen Gehörganges eine Neuerwerbung oder ist sie der Überrest einer phylogenetisch früheren Ausbildungsstufe, und schließlich welches ist ihr Zweck und ihre Funktion?

Versucht man die eigentümliche Ausbildung des Gehörganges zu erklären, so findet man Tatsachen, die bald für die eine, bald für die andere Annahme sprechen. Beim Embryo hat die Haut mit der darunterliegenden Unterhautfettschicht eine Dicke von 8—12 mm. Der verengte Teil des Gehörganges hat jedoch eine

Länge von 25 mm, während der untere schlauchförmige Teil 16 mm lang ist. Beim erwachsenen Tier verschiebt sich aber das Verhältnis so, daß der verengte Teil nur die Unterhautfettschicht durchsetzt, die eine Mächtigkeit von 40—50 cm erreicht, während der erweiterte Teil relativ mehr zunimmt und eine Länge von etwa 60—70 cm hat. Dieses letztere würde sehr dafür sprechen, den erweiterten Teil für eine sekundäre Erscheinung zu halten. Andererseits erscheint auf den ersten Blick und rein theoretisch betrachtet gewiß die zu zweit genannte Auffassung weit mehr für sich zu haben. Wir würden uns dann die Entwicklung so zu denken haben, daß die landlebenden Vorfahren der Wale einen normal gebauten Gehörgang nach Art aller Landsäuger, d. h. mit wohl entwickeltem Lumen besaßen. Als sich dann diese Formen dem Leben im Wasser anpaßten, wurde ein funktionsfähiger Gehörgang für sie infolge des veränderten Schalleitungsweges nicht nur überflüssig, sondern es mußte sogar von Vorteil sein, daß, wenigstens der distale Teil des Ganges, sein Lumen verlor, um das Eindringen von Wasser in das Gehörorgan zu verhindern. Es wäre also nach dieser Auffassung die sogenannte schlauchförmige Erweiterung nichts anderes als der distale Rest des unverengten und unveränderten primären Gehörganges. — Ich möchte keiner von beiden Annahmen den Vorzug geben, vielmehr sind hier noch weitere Untersuchungen an einem reichhaltigeren Materiale notwendig.

Daß die später zu erwähnende handschuhfingerförmige Vorwölbung des Trommelfells als direkte, mechanisch wirkende Ursache hierfür zu betrachten sei, ist vollständig ausgeschlossen, da die schlauchförmige Erweiterung entwicklungsgeschichtlich bereits vor der Vorwölbung des Trommelfells ausgebildet ist.

Zweck und Funktion der schlauchförmigen Erweiterung bleiben unbekannt; vielleicht darf man annehmen, daß die Erweiterung nicht irgendwelchen akustischen Gründen ihre Entstehung verdankt, sondern daß dieser Teil des Gehörganges funktionell gleichwertig ist einem Luftsinus, wie sie vom mittleren Ohr der Wale bekanntlich in größerer Zahl und starker Ausbildung ihren Ausgang nehmen. Die Erklärungsversuche für die Bedeutung dieser Sinus hat bereits Boenninghaus zusammengestellt. Er selbst erblickt ihre Bedeutung in der Durchführung eines hydrostatischen Bauprinzips des Walschädels, das sich auch sonst allenthalben beobachten läßt und darauf hinausgeht, das Kopfskelett nach Möglichkeit spezifisch zu erleichtern.

In dem schlauchartigen Luftsinus bzw. Gehörgang findet man einen dünnhäutigen Körper von eigentümlicher Form (vgl. Fig. 1). Buchanan und Gray halten ihn für eine Klappe, die den äußeren Gehörgang gegen das Eindringen von Wasser schützen soll. Lillie nennt ihn einen „Plug of earwax".

Boas erwähnt auch eine smegmaähnliche Masse im membranösen Gehörgange, die er mit dem Smegma praeputii des Pferdepenis vergleicht. Dieses Smegma praeputii entsteht aus der Vermischung der Sekrete von Talg- und Schweißdrüsen (Ellenberger und Baum, p. 543). Nach Schwalbe sind nun auch bei der Bildung des Ohrenschmalzes Talg- und Knäueldrüsen (Schweißdrüsen) beteiligt, die ihr Sekret mit Epithelschuppen vereinigen. Bei in Alkohol konservierten Exemplaren kann sich dieses Sekret dadurch verändern, daß ein Teil des Fettes aufgelöst wird. Es müßten sich dann aber noch die charakteristischen Epithelschuppen vorfinden. Bei den Bartenwalen konnte ich nun zwar Knäueldrüsen auffinden, aber in der in dem Gehörgange befindlichen Masse fehlten gerade diese Epithelschuppen. Es fragt sich demnach, ob wir es hier wirklich mit einem typischen Ohrenschmalz zu tun haben, ein Zweifel, der durch das Fehlen von Talgdrüsen an Bedeutung gewinnt. Der Pflock in dem Gehörgang der Bartenwale ließ sich als ein Ganzes leicht herausheben und zeigte auf Querschnitten eine deutliche äußere Zellschicht. Bei näherer Betrachtung konnte ich jedoch feststellen, daß diese Zellschicht nichts anderes als das abgestoßene Epithel des Gehörganges selbst darstellte. Denn jedesmal wenn der Pflock eine Epidermisschicht zeigte, war der Gehörgang ohne inneres Epithel, während andererseits bei den Exemplaren, wo diese Epidermis nicht vorhanden war, noch eine Epithelschicht des membranösen Gehörganges aufgefunden wurde. Diese an konserviertem Materiale sich leicht ablösende Epithelschicht hängt noch immer verhältnismäßig fest zusammen, so daß einige Forscher dieses Gebilde, d. h. also die smegmaähnliche Masse, umgeben von dem abgelösten Epithel, frei im Gehörgange (Buchanan) oder noch an einzelnen Stellen an der Gehörgangswand festhaftend, vorfanden (Gray) und ihm verschiedene Funktionen zuschrieben. Buchanan und Gray nehmen an, daß dieses Gebilde eine Klappe sei, die das Eindringen des Meerwassers in den membranösen Gehörgang verhindern soll. Wenn dieses Gebilde eine so feste Konsistenz beim erwachsenen Tier besitzt, daß es als Klappe wirken könnte, so könnte es seiner Form und Lage nach als Klappe nur von innen nach außen, aber nicht von außen nach innen wirken.

Das Vorhandensein von Knäueldrüsen in der Wand des membranösen Gehörganges spricht dafür, daß wir es hier vielleicht mit dem Pfropf eines Sekretes zu tun haben, das wir als eine Art Ohrenschmalz auffassen können, eine Ansicht, die auch Lillie teilt. Man müßte dann allerdings eine nur kurze embryonale Sekretionsperiode annehmen.

Diesem Gebilde könnte man vielleicht eine akustische Funktion zuschreiben, die dasselbe bewirken soll, wie die später zu erwähnende Vorwölbung des Trommelfells, d. h. die auf dem natürlichen Wege, durch den Gehörgang, an das Gehörorgan gelangenden Schallwellen nach Möglichkeit abzuschwächen.

Untersucht man zum Vergleich den äußeren Gehörgang eines Zahnwales, so findet man einige erhebliche Unterschiede den Bartenwalen gegenüber. Wie verschieden der Gehörgang der Zahnwale schon seiner äußeren Form nach von dem der Bartenwale ist, kann man aus der halb schematisch gehaltenen Fig. 2 ersehen, so erhält bei Delphinus und Phocaena der Gehörgang erst 1 cm vor dem Trommelfell eine trichterförmige Erweiterung, die schließlich der Peripherie der Öffnung der Bulla tympanica, in welcher das Trommelfell befestigt ist, entspricht. Ein weiteres unterscheidendes Merkmal liegt in dem Vorhandensein einer Knorpelbedeckung des membranösen Gehörganges bei den Zahnwalen, die Boenninghaus für nach innen gezogene Rudimente der äußeren Ohrmuscheln hält. Während Boenninghaus bei Phocaena zwei Knorpelstücke fand, bestand die Knorpelbedeckung bei dem von mir untersuchten Delphinus delphis aus drei verschieden großen Knorpelstücken, die bei einem 10 cm langen Gehörgange 6,5 cm, 1,5 cm und 0,25 cm lang waren.

Zieht man ferner noch andere, dem Aufenthalt im Wasser mehr oder weniger angepaßte Säugetiere in den Kreis der Betrachtung hinein, so kann man auch, was das äußere Ohr anbetrifft, eine fast lückenlose, biologische Stufenfolge für den allmählichen Übergang vom Landsäugetier zum Wal, dem Wassersäugetier, *κατ᾽ ἐξοχὴν* aufstellen. Das Flußpferd zeigt schon deutlich einige Veränderungen seines äußeren Ohres. Die Ohröffnungen sind weiter nach oben gerückt und erheblich verkleinert und können durch Muskulatur geschlossen werden. Der äußere Gehörgang ist infolge des Hinaufrückens der Ohröffnungen verlängert worden. Bei Walroß und Seehund ist der Ohrverschluß, der beim Flußpferd noch aktiv wirkt, zu einem passiven geworden. Eine äußere Ohrmuschel ist nur noch bei den Otariden vorhanden, während

sie bei den Phociden und Trichediden bereits geschwunden ist. Das äußere Ohr der Sirenen steht dem der Cetaceen am nächsten. Die Ohrmuschel ist geschwunden, der Gehörgang mündet in einer sehr kleinen einfachen Öffnung der Haut. Sein Lumen ist im größten Teil seines Verlaufes unterdrückt. Er erweitert sich erst kurz vor dem Trommelfell trichterförmig. Sein Verlauf erinnert an den des Gehörganges der Phociden. Bei den Zahnwalen sind noch Ohrknorpel als Rudimente der äußeren Ohrmuschel vorhanden, während bei den Bartenwalen schließlich auch diese völlig geschwunden sind (vgl. den anderen Befund von Boas). Sie stellen somit, was die Ausbildung bzw. Reduktion des äußeren Ohres bei Wassersäugern betrifft, das Ende der ganzen Entwicklungsreihe dar.

Am mazerierten Schädel können wir derartige Übergänge nicht beobachten. Nur daß beim Flußpferdschädel ähnlich wie beim Bartenwal eine Rinne ausgebildet ist, die den Gehörgang einschließt. Doch ist diese Rinne hier nicht eine Einbuchtung des Squamosum, sondern wird vom Squamosum und Tympanicum bzw. vom Processus postglenoideus und Processus posttympanicus gebildet.

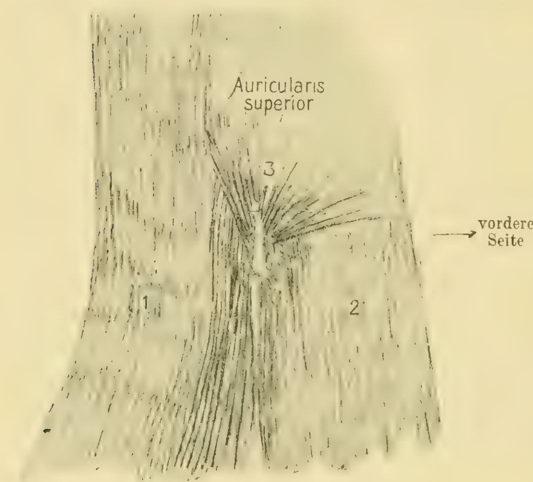
3. Äußere Ohrmuskulatur.

Reste einer äußeren Ohrmuskulatur sind bei Bartenwalen bisher noch nie beobachtet worden. Es gelang mir nun, bei den von mir daraufhin untersuchten Embryonen Muskeln aufzufinden, die zwar einen stark rudimentären Charakter trugen, die aber doch in direkter Beziehung zum membranösen Gehörgang standen, und die ich daher als Reste echter Ohrmuskeln anzusprechen um so weniger Bedenken trage, als ich sie in Lage und Ausbildung mit den längst bekannten rudimentären Ohrmuskeln der Zahnwale, wie auch mit funktionsfähigen Ohrmuskeln mancher Landsäugetiere direkt homologisieren konnte.

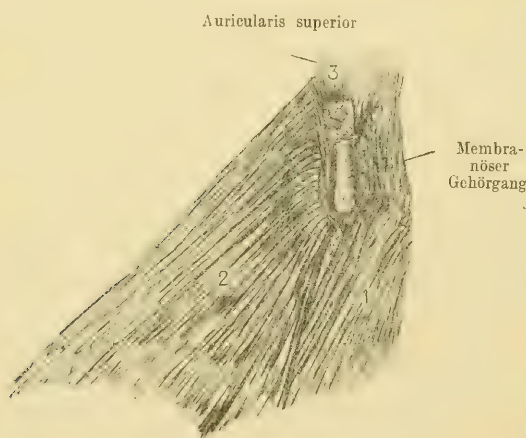
Drei unterschiedliche Muskelpartien konnte ich feststellen, von denen aber nur zwei am Gehörgange deutlich inserierten, während der dritte bis an ihn heranreichte, ohne mit ihm in Verbindung zu treten. Zur Homologisierung dieser Muskelelemente zog ich, ebenso wie es Boenninghaus bei Zahnwalen tat, die Untersuchungen Ruges über „die Gesichtsmuskulatur der Halbaffen“ heran. Ich will daher auch die von diesem Forscher gewählten Bezeichnungen übernehmen.

a) Musculus subcutaneus nuchae (1) (Fig. 3, 4, 5).

Obwohl nicht zur eigentlichen Ohrmuskulatur gehörend, muß dieser Muskel in diesem Zusammenhang doch erwähnt werden, da er in enger Beziehung zum äußeren Gehörgang steht. Er stellt einen Teil des großen Hautmuskels der Wale dar und ist der am besten ausgebildete Muskel der ganzen Ohrregion. Eine direkte Verbindung dieses Muskels mit dem äußeren Gehörgang ließ sich jedoch nicht auffinden. Er beginnt in der Brustflossengegend, von wo er sich ohne Unterbrechung bis dicht an den Gehörgang fortsetzt, 3—4 mm oberhalb der Ohröffnung verliert er sich in einer zarten Faszie. Die Hauptrichtung dieses Muskels geht vertikal von unten nach oben. Als Musculus subcutaneus nuchae charakterisieren ihn seine Lage und sein Verlauf. Bei den Zahnwalen geht von diesem Muskel der Musculus occipito auricularis superficialis (Boenninghaus) ab; bei den Bartenwalen konnte ich diese Abweichung nicht finden.



Textfig. 3. Äußere Ohrmuskulatur (rechte Seite, Embryo II).

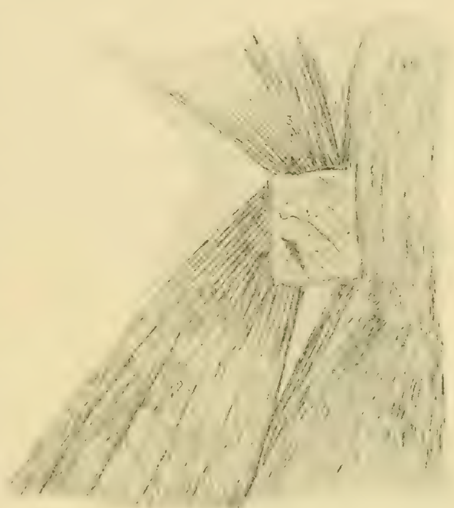


Textfig. 4. Äußere Ohrmuskulatur (linke Seite, Embryo II).

b) Eigentliche Ohrmuskulatur.

1. Musculus auriculo labialis inferior (2).

Oral von der Ohröffnung fand ich einen gut ausgebildeten Muskel, welcher deutlich vom Subcutaneus abgesetzt war. Er zieht sich vom Mandibulare zunächst schräg nach oben und hinten, wobei er den Musculus orbic. oculi berührt, dann fast vertikal nach oben, und zwar in der Richtung nach dem membranösen Gehörgange zu. Der obere, schwächer ausgebildete Teil dieses Muskels verliert sich etwas oberhalb des Auges und nur ein etwa 1½ mm breites Muskelbündel tritt in direkte Beziehung zum Gehörgange. Dieses Bündel biegt nach innen um und inseriert in einer Länge von 5 mm an dem membranösen Gehörgange. Ich bezeichnete diesen Muskel als Musculus auriculo labialis inferior, da er fast den gleichen Verlauf hat, wie der von Ruge bei Prosimiern so benannte und beschriebene Muskel.



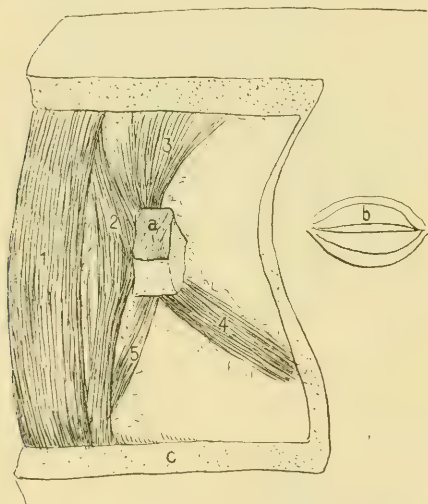
Textfig. 5. Äußere Ohrmuskulatur von Balaenoptera (linke Seite, Embryo I).

2. Musculus auricularis superior (3).

Dieser Muskel ist ein sehr zartes und sehr rudimentäres Faserbündel, das schon nach einem Verlauf von 1½—2 cm sich wieder im umgebenden Bindegewebe verliert. Er ist den beiden vorher erwähnten Muskeln aufgelagert, aber doch gut von beiden abgesetzt. Er zieht von der Superorbitalregion nach dem membranösen Gehörgange hin und inseriert an diesem auf allen Seiten. Die Homologisierung dieses Muskels ist nicht so einfach wie die der beiden vorgenannten Muskeln. Der Verlauf einzelner Fasern erinnert an den Musculus orbito auricularis, aber der Hauptteil zeigt klar den Verlauf des Musculus auricularis superior. Nach Ruge entsteht der Musc. auricularis superior als Abspaltung

oberflächlicher Fasern des Musc. orbito auricularis, die sich dann aufwärts biegen. Es ist infolgedessen erklärlich, daß hier die Grenzen nicht so deutlich gezogen werden können. Ich halte ihn trotzdem für homolog dem Musc. auricularis superior, da doch der weitaus größte Teil des fraglichen Muskels durch seinen Faserverlauf an diesen letzteren erinnert.

Bei Phocaena und Delphinus ist eine äußere Ohrmuskulatur noch besser ausgebildet und die Zahl der Muskeln erheblich zahlreicher, so daß also auch hierin ein Unterschied zwischen den Zahnwalen und den Bartenwalen besteht. Aber dieser Unterschied ist nicht von prinzipieller Bedeutung, da derartige Verschiedenheiten in der äußeren rudimentären Ohrmuskulatur auch bei Phocaena und Delphinus vorkommen, wie ich durch die Präparation einiger Köpfe von Delphinus delphis und Delphinus (Turiops) tursio habe feststellen können (Textfig. 6).



Textfig. 6. Ohrmuskulatur von Delphinus delphis. *1* Subcutaneus nuchae; *2* Occipito auricularis; *3* Orbito auricularis; *4* Auriculo labialis inferior; *5* Mandibulo auricularis. *a* Äußere Ohröffnung; *b* Auge; *c* Unterhautfettschicht.

Boenninghaus homologisiert alle äußeren Ohrmuskeln, die er bei Phocaena fand, mit denen, die Beauregard bei Delphinus vorgefunden hat. Nach meinen Befunden bei Delphinen ist dieses Verfahren wohl nicht zulässig und da ich mich mit der Homologisierung von Boenninghaus nicht immer einverstanden erkläre, glaube ich auf meine Befunde bei Delphinus etwas näher eingehen zu müssen. Ich fand bei Delphinus folgende Muskeln:

a) In oberflächlicher Lage.

1. Musculus occipito auricularis (2).

Dieser Muskel ist deutlich von der subkutanen Muskelschicht abgesetzt, doch steht er nicht ausschließlich in Beziehung

zum Gehörgange. Einige orale Fasern haben zwar die Richtung zum Gehörgange hin, aber der Hauptteil dieses Muskels zieht sich nach einer schwachen Krümmung gegen das Ohr hin weiter nach unten, wo er mit dem Subcutaneus verschmilzt. Lage und Verhalten zum Subcutaneus charakterisieren diesen Muskel als den Musculus auriculo occipitalis nach der Bezeichnung Ruges. Beauregard fand bei Delphinus einen Muskel in gleicher Lage, der ader keine Fortsetzung nach unten zu zeigte. Er nannte ihn Musc. auricularis posterior. Einen ähnlichen Verlauf hatte der Muskel bei Phocaena, den Boenninghaus mit dem Musc. occipito auricularis Ruges homologisierte. Denselben Muskel homologisierte er aber auch mit dem Musc. auricularis superior, den Beauregard gefunden hat. Ich glaube aber diesen Muskel mit einem anderen in Übereinstimmung bringen zu dürfen, und zwar mit dem

2. Musculus orbito auricularis.

Dieser Muskel legt sich dicht an den oralen Teil des Musc. occipito auricularis an und tauscht auch einige Fasern mit ihm aus, so daß eine deutliche Abgrenzung nicht wahrgenommen werden kann. Er inseriert am membranösen Teile des Gehörganges, strahlt nach oben und nach vorn aus und verliert sich schließlich in einer zarten Faszie. Nach seiner Lage kann man ihn mit dem Musculus orbito auricularis (nach Boenninghaus) identifizieren. Bei Phocaena fand Boenninghaus in oberflächlicher Lage nur diese zwei Muskeln. Er identifizierte die zwei übrigen Muskeln, die Beauregard bei Delphinus gefunden hat, mit seinem Musculus occipito auricularis profundus bzw. Musculus zygomatico auricularis. Ich fand bei Delphinus in oberflächlicher Lage zwei weitere Muskeln und ferner einen solchen in tiefer Lage.

In oberflächlicher Lage fanden sich zwei weitere Muskeln.

3. Musculus auriculo labialis inferior (4).

Er inseriert am Bindegewebe, das den Gehörgang umgibt, und zieht sich, den Musculus orbicularis oculi fast berührend, nach dem Mandibulare zu, wo er sich verliert. Suchen wir ein Homologon bei den Prosimiern, so können wir diesen Muskel nach Ruge Musculus auriculo labialis inferior nennen. Nach der Abbildung, die Beauregard in seiner Abhandlung von der Ohrmuskulatur von Delphinus gibt, finden wir, daß sein Musculus auricularis anterior eine fast übereinstimmende Lage hat und wir

ihn daher mit diesem Muskel vergleichen können. Dem Musculus zygomatico auricularis von Phocaena könnte man mit diesem Muskel auch in Beziehung bringen, denn BOENNINGHAUS erwähnt an dieser Stelle folgendes:

„Einen Musculus zygomatico auricularis haben die Halbaffen nicht. Sie haben aber einen Musculus auriculo labialis inferior, welcher von der Unterlippe über den Processus zygomaticus hinweg zum Ohre zieht. Dadurch, daß nun dieser Muskel an dem vorspringenden Proc. zygomaticus einen Ansatz gewinnt, wird er in zwei Teile gespalten, in den Zygomatico labialis inferior und in den Zygomatico auricularis.“ Bei Phocaena springt der Proc. zygomaticus etwas weiter vor als bei Delphinus und daher ist es möglich, daß sich bei Phocaena der Musc. auriculo labialis inferior gespalten hat und nur der Zygomatico auricularis erhalten geblieben ist.

4. Musculus mandibulo auricularis (5).

Dieser Muskel ist von dem unteren Teile des Musculus occipito auricularis wenig deutlich abgegrenzt und besteht aus einem schmalen Faserbündel, das sich vom Gehörgange nach unten zieht. Er ist bisher noch bei keinem Zahnwale erwähnt und gefunden worden. Auf Grund seiner Lage kann man ihn mit dem Musc. mandibulo auricularis der Halbaffen in Übereinstimmung bringen.

5. Als Muskel in tieferer Lage fand ich ferner den Musc. occipito auricularis profundus, den BOENNINGHBUS auch bei Phocaena sah, Seine Erhaltung war aber leider nicht derart, daß ich eine genauere Beschreibung geben konnte Den Musculus auricularis externus von BEAUREGARD könnte man wohl mit diesem Muskel in Übereinstimmung bringen.

Nachstehend eine kleine Tabelle, wie BOENNINGHAUS die Muskeln von Phocaena mit denen von Delphinus homologisierte.

BEAUREGARD	BOENNINGHAUS
Auricularis superior	Occipito auricularis superficialis
„ posterior	„ „ profundus
„ anterior	Orbito auricularis
„ externus	Zygomatico auricularis

Ich homologisiere folgendermaßen:

Ruge Prosimier	Beauregard Delphinus	Bönninghaus Phocaena	Hanke Delphinus	Hanke Balaenoptera
Auriculo occipitalis	Auricularis posterior	Occipito auricularis superficialis	desgl.	fehlt
Auricularis superior Orbito auricularis	Auricularis superior	Orbito auricularis	desgl.	Auricularis superior
Auriculo labialis inferior	Auricularis anterior	Zygomatico auricularis	Auriculo labialis inferior	desgl.
Mandibulo auricularis	fehlt	fehlt	Mandibulo auricularis	fehlt
	Auricularis externus	Occipito auricularis profundus	desgl.	fehlt

Mittleres Ohr.

Das mittlere Ohr der Bartenwale ist verhältnismäßig oft Gegenstand näherer Untersuchung gewesen. Doch sind es meistens nur die Knochen des mittleren Ohres, die beschrieben wurden, während eine Anatomie der Weichteile recht selten geliefert werden konnte. Das eigentümlich gebildete Tympano-Perioticum und vor allem das Tympanicum allein, das nicht selten, vom Skelett losgelöst, auf dem Grunde des Meeres gefunden worden ist, hat zu näherer Untersuchung angeregt. Schon 1762 erschien von Petrus Camper eine Veröffentlichung über den Sitz des beinernen Gehörwerkzeugs bei den Walfischen. Er gibt darin eine Beschreibung des Tympano-Perioticum, des Hammers und des Steigbügels der Bartenwale. Everard Home veröffentlichte 1812 eine Beschreibung und Illustration des Mittelohres von Balaena mysticetus, doch sollen sich seine Beschreibungen nach Buchanan (1828) nicht ganz mit den Tatsachen decken. Auch meine Beobachtungen stimmen mehr mit denen Buchanans als mit den Homes überein. 1867 gaben Carte und Macalister eine Beschreibung des knöchernen Mittelohres und berücksichtigten dabei noch die einzelnen Gehörknöchelchen; ebenso gibt 1872 Thomas Dwight in seiner „Description of a specimen of balaenoptera musculus“ eine anatomische Beschreibung des Gehörganges dieser Tiere. Die eingehendste Arbeit ist die von Beauregard (1893/94), die das

Mittelohr von Balaenoptera musculus und Balaenoptera acutorostrata behandelt. Als jüngste hier heranzuziehende Abhandlung ist noch zu erwähnen die Veröffentlichung von Lillie (1910) über die „Biology and anatomy of the larger Cetaceae“.

I. Tympano-Perioticum. Taf. VI, Fig. 1—6.

Die Knochen der Temporalregion, d. h. die Knochen, welche das Tympano-Perioticum umgeben, sind von Beauregard bei Balaenoptera rostrata und bei Bal. musculus (physalus) so eingehend beschrieben worden, daß ich nicht nötig habe, näher darauf einzugehen und will daher nur insoweit kurz darüber berichten, als ich es für die genauere Kennzeichnung der Lage des Tympano-Perioticum für nötig halte.

Aus dem Niveau der Unterseite der oberen Schädelhälfte tritt das Tympano-Perioticum am meisten hervor und fällt hierdurch dem Beschauer sofort auf. Der sichtbare Teil ist die Bulla tympanica, während das Petrosum in einer von den Schädelknochen gebildeten Grube liegt. Die Seiten dieser Grube werden vorn vom Alisphenoid, hinten vom Exoccipitale, innen vom Basioccipitale und Pterygoid und außen vom Squamosum gebildet.

Bei den Bartenwalen wird das Tympano-Perioticum am Schädel stets noch vorgefunden. Bei den Zahnwalen — ausgenommen bei Platanista gangetica – löst es sich, da es nur mit Bindegewebe an dem Schädel befestigt ist, leichter aus dem Zusammenhang mit diesem als bei den Bartenwalen. Aber auch bei letzteren ist es nicht fest mit dem übrigen Schädel verbunden, wie das bei fast allen Landsäugetieren der Fall ist.

Doch ist auch bei diesen ihre Beweglichkeit auf gewisse Richtungen beschränkt. Die Festlegung des Tympano-Perioticum kommt durch zwei Fortsätze zustande, und zwar durch den Processus posterior tympanici (apophyse mastoidienne ou postérieure Beauregard) und durch den Processus anterior petrosi (apophyse antérieur). Ersterer fügt sich in eine Lücke zwischen dem Squamosum bzw. dessen Processus articularis und dem Exoccipitale ein, während der zweite erheblich kleinere Fortsatz sich in ein Loch des Squamosum hinein fortsetzt. Das Tympano-Perioticum der Bartenwale hat eine eigenartige und von dem der meisten anderen Säugetiere abweichende Form. Ich will daher im folgenden diesen Knochen, obwohl er bereits von früheren Forschern

mehr oder weniger genau beschrieben wurde, noch einmal vergleichend charakterisieren.

1. Äußere Form.

In mancher Form ähnelt das Tympano-Perioticum der Bartenwale dem der Zahnwale; doch ergeben sich bei genauerem Vergleich einige recht bemerkenswerte Unterschiede. Bei beiden kann man sowohl am Tympanicum als auch am Perioticum einen Körper und zwei Fortsätze unterscheiden, die die Hauptverbindung dieser beiden Knochen miteinander und zwischen diesen und dem übrigen Schädel bilden. Aber schon durch die Ausbildung der Bulla tympanica unterscheiden sich die beiden Ordnungen der Wale. Bei den Bartenwalen fehlt nämlich der Bulla diejenige Einkerbung, die bei den Zahnwalen das Tympanicum in eine innere und äußere Lippe teilt. Auch die beiden Fortsätze, der Proc. anterior petrosi und der Proc. post. petrosi, die die Befestigung des Tympano-Perioticum am Schädel bewirken, weisen besonders durch ihre Größe unterscheidende Merkmale auf. Ebenso liegt in der Art der Verwachsung des Tympanicum mit dem Perioticum, die bei den Bartenwalen auf nur zwei schmale, dünne, fast durchscheinende Knochenbrücken beschränkt ist, ein recht bemerkenswerter Unterschied.

Zur besseren Übersicht und um gleichzeitig die Hauptunterschiede der Tympano-Periotica der Barten- und der Zahnwale feststellen zu können, will ich nach Möglichkeit die gleichen Bezeichnungen anwenden, die Boenninghaus bei den Zahnwalen benutzt hat, und auch seiner Disposition folgen.

a) Äußere Fläche (Taf. VI, Fig. 1).

An der Bulla der Bartenwale können wir vier Fortsätze unterscheiden, von denen aber nur zwei mit dem Petrosum verwachsen sind. Es verwächst der Proc. ant. bullae mit dem Petrosum bzw. mit dem Proc. ant. petrosi und bildet mit diesem den kleineren nach vorn gerichteten Sporn des Tympano-Perioticum. Ferner verwächst der Proc. post. bullae mit dem Proc. post. petrosi. Hierdurch wird der starke und lange, für die Bartenwale charakteristische Sporn des Tympano-Perioticum gebildet, der sich zwischen Squamosum und Occipitale einschiebt, aber mit keinem der beiden Knochen verwächst. Die beiden anderen Fortsätze der Bulla — der Processus sigmoideus und der Processus

medius bullae — verwachsen nicht mit dem Petrosum. Die Bulla ist also nur durch den Proc. ant. und den Proc. post. bullae mit dem Petrosum verbunden und steht mit demselben zwischen diesen Fortsätzen in keinerlei Berührung. Bei den Zahnwalen hingegen ist der Proc. sigmoideus ebenso wie die Strecke zwischen diesem und dem Proc. ant. bullae entweder vollständig mit dem Petrosum verwachsen oder tritt doch mit ihm in enge Berührung. Die bei den Zahnwalen an der äußeren Fläche befindlichen zwei kleinen Öffnungen — der Porus acusticus externus und der etwas größere Hiatus epitympanicus — sind bei den Bartenwalen zu einer größeren Öffnung — dem Porus acusticus externus — verschmolzen. Diese Öffnung selbst wird oben vom Petrosum und Proc. post. petrosi, vorn vom Proc. sigmoideus und vom Proc. medius bullae und hinten vom Proc. post. bullae begrenzt. Vorn ist dieser knöcherne Ring nicht vollständig geschlossen, da der Proc. sigmoideus das Petrosum nicht erreicht. Der Proc. sigmoideus und der Proc. medius bullae sind nach außen gebogen und machen dadurch den Eindruck eines knöchernen Gehörganges. Nach BOENNINGHAUS ist der Proc. sigmoideus die rudimentäre vordere und der Proc. medius die rudimentäre untere Gehörgangswand. Bei den Bartenwalen zeigen diese beiden Fortsätze noch viel deutlicher die Richtigkeit dieser Auffassung. Beim Porus acusticus externus kann man im Hintergrunde dieser ziemlich geräumigen Öffnung das ovale Fenster bemerken, ebenso kann man von außen aus die Verwachsung des Hammers mit der Bulla leicht wahrnehmen, da zwischen dem Proc. post. bullae und dem Proc. ant. bullae keine Verschmelzung der äußeren Bullawand mit dem Petrosum vorhanden ist.

b) Obere Fläche (Taf. VI, Fig. 2).

Das Tympano-Perioticum wird an seiner oberen Fläche ausschließlich vom Petrosum und dessen Fortsätzen — Proc. ant. und Proc. post. — gebildet. Die Bulla tympanica ist an der Bildung der oberen Fläche nicht beteiligt, man sieht von ihr nur einige kleine Vorsprünge, sowie den Proc. sigmoideus und den Proc. medius bullae hervorragen. Durch die beiden Fortsätze des Felsenbeins erhält die obere Fläche des Tympano-Perioticum der Bartenwale ein so typisches Aussehen, daß sie leicht von der gleichen Fläche der Zahnwale sich unterscheidet. Bei den Bartenwalen bemerkt man von dieser Seite aus auch den großen Porus acusticus externus, ebenso sind die erheblich weiter nach innen gerichteten

Öffnungen für den Nervus acustico facialis — der Porus acusticus internus — und die Apertura aquaeductus vestibuli von hier aus wahrnehmbar.

c) Innere Fläche (Taf. VI, Fig. 3).

Die innere Fläche des Tympano-Perioticum der Bartenwale besteht zu gleichen Teilen aus der Bulla und dem Petrosum. Am letzteren sieht man den Porus acusticus internus mit den Öffnungen für den Eintritt des Nervus acustico facialis. Der Porus wird durch eine etwas tiefer liegende Scheidewand in zwei ungleiche Teile zerlegt. Durch den vorderen kleineren Teil der Öffnung tritt der Fazialis ein. Er durchsetzt das Petrosum, tritt dann in die Paukenhöhle ein, durchquert sie dicht am Stapes vorbei, um schließlich in einer Rinne des Processus post. tympanici nach außen zu treten. Vor dem Porus acusticus internus befindet sich übrigens noch eine zweite Öffnung, die mit der Öffnung für den Nervus facialis zusammentrifft. Weiter nach hinten findet man die Apertur des Aquaeductus vestibuli und die Apertur des Aquaeductus cochleae. Der innere Rand der Bulla tympanica erreicht hier ebenso wie bei den Zahnwalen das Petrosum nicht, sondern es bleibt ein breiter Spalt — die Fissura Tympano-Periotica (Flower) — bestehen.

Im allgemeinen ähnelt die innere Fläche des Tympano-Perioticum von Balaenoptera der gleichen Fläche der Zahnwale. Unterschiedlich ist nur die verschiedene Ausbildung des Porus acusticus internus. Bei den Zahnwalen umschließt dieser Porus alle Nervenstränge des Nervus acustico facialis, während dies bei den Bartenwalen nicht der Fall ist, sondern ein Nervenstrang, wie vorher bemerkt, durch eine vorgelagerte Öffnung zieht.

d) Untere Fläche (Taf. VI, Fig. 4).

Die untere Fläche wird bei den Bartenwalen vom Petrosum und Tympanicum gebildet, während bei den Zahnwalen das Petrosum in dieser Ansicht von der Bulla fast verdeckt wird. Die untere Fläche der Bulla der Bartenwale zeigt eine schwache hahnenkammartige, in der Längsrichtung verlaufende Leiste, wogegen bei den Zahnwalen, bei denen übrigens diese Fläche der Bulla relativ erheblich größer ist, an gleicher Stelle eine charakteristische Einkerbung zu sehen ist. Die schwache kammartige Erhöhung der Bulla bei Bartenwalen, die sich ungefähr in der Mitte dieser Knochen befindet, teilt, ebenso wie bei Zahnwalen die Einkerbung,

die Bulla tympanica in eine innere und eine äußere Lippe. Ein besonders charakteristischer Unterschied wird auch bei dieser Ansicht durch das spornartige Hervortreten des Proc. posterior tympanici bedingt.

e) Hintere Fläche (Taf. VI, Fig. 5).

Bei den Bartenwalen sieht man auf dieser Fläche deutlich den Kamm der Bulla, der hier etwas schräg nach innen gerichtet ist. Am Petrosum findet man hier das runde Fenster (Fenestra rotunda) und etwas schräg darüber nach außen und oben die Öffnung, durch die der Nervus facialis die Paukenhöhle verläßt.

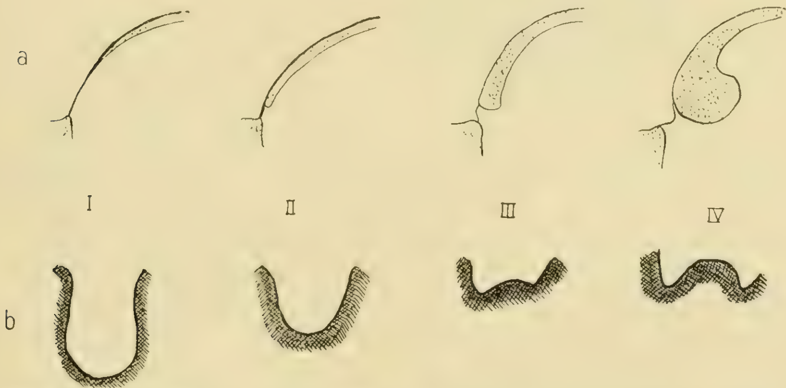
Das Promontorium reicht bis dicht an den Proc. posterior tympanici heran, verwächst aber in keinem Punkte mit ihm, bewahrt vielmehr einen Abstand von etwa 0,5 mm von diesem Fortsatze. Eigentümlich ist es, daß das Promontorium an dieser Stelle sich genau der Wölbung des ihm gegenüberliegenden Knochens anpaßt, obwohl seine Entfernung von ihm nirgends unter 0.5 mm sinkt. Bei den Bartenwalen bietet die hintere Fläche nicht nur durch die Größe des Proc. post. tympanici, sondern noch vielmehr durch die kammartige Vorwölbung der Bulla einen ganz anderen Anblick als die gleiche Fläche bei den Zahnwalen. Außerdem tritt der Nervus facialis bei den Zahnwalen unmittelbar aus der Fissura Tympano-Periotica heraus und erzeugt außen um den Hals des Proc. posterior eine Rinne, wogegen er bei den Bartenwalen oberhalb dieser Fissur heraustritt und seine Austrittsstelle fast vollständig von ihr getrennt ist.

f) Vordere Fläche (Taf. VI, Fig. 6).

Bei dem Tympano-Perioticum der Bartenwale zeigt die vordere Fläche ein völlig verschiedenes Aussehen von der entsprechenden Fläche bei den Zahnwalen. Den Porus acusticus internus können wir bei Balaenoptera von dieser Seite aus nicht sehen, nur die vorderste Eintrittsöffnung für den einen Strang des Nervus facialis, die sich auf dem abgerundeten Teile des Petrosum befindet, können wir bemerken. Besonders aber hat die Bulla tympanica hier ein ganz anderes Aussehen als bei Zahnwalen. Während wir nämlich bei diesen in der vorderen Fläche der Bulla einen breiten Spalt sehen, das Orificium tympanicum tubae eustachii sowie den Proc. tubarius bullae, welch letzterer zur Befestigung der Ohrtrompete an das Tympano-Perioticum dient, ist bei den Bartenwalen weder

diese Spalte noch der Proc. tubarius in irgendeiner Form aufzufinden. Daraus folgt, daß hier die orale und die kaudale Fläche des Perioticums ein ungefähr gleiches Aussehen haben und daß die innere Lippe auf der Vorderfläche relativ schmaler ist als auf der Hinterfläche. Das Fehlen dieser beiden Merkmale läßt sich dadurch erklären, daß bei den Bartenwalen die Ohrtrompete mit dem Tympano-Perioticum nicht in direkte Berührung tritt, sondern in einen Luftsinus einmündet, welcher sich zwischen dem Tympano-Perioticum und dem Proc. digitiformis des Pterygoids befindet. Es ist dies der Sinus pterygoidius (Beauregard).

Der morphologischen Beschreibung des ausgebildeten Tympano-Perioticums möchte ich noch einige entwicklungsgeschicht-



Textfig. 7. *a* Entwicklung der Bulla tympanica, *b* Entwicklung des Proc. medius bullae.

liche Beobachtungen anschließen, die ich bei Untersuchung der Embryonen anzustellen Gelegenheit hatte (Textfig. 7*a*, *b*).

Der Proc. sigmoideus wird schon frühzeitig angelegt, doch wölbt sich seine hintere Kante erst verhältnismäßig spät nach außen vor. Der Processus medius bullae entwickelt sich erst erheblich später. Bei dem jüngsten Embryo fand ich statt seiner eine breite und tief einschneidende Knochenlücke, die fast die ganze Bulla durchsetzte, während der Proc. sigmoideus schon vorhanden war. In den späteren Entwicklungsstufen konnte ich ein langsames Vorrücken des hinteren Randes dieser Lücke konstatieren, das dann zu einem völligen Verstreichen des Einschnittes führt. Durch weiteres energisches Wachstum des gleichen Bezirks in der gleichen Richtung kommt es dann schließlich zur Ausbildung des sich mehr und mehr vorwölbenden Proc. medius.

Die Bulla selbst entwickelt sich vom Petrosum aus und zeigt, wie gleichfalls aus den Abbildungen ersehen werden kann, eine Reihe verschiedener Entwicklungsformen. Besonders bemerkenswert dabei ist, daß sich die innere Lippe sehr spät einrollt und verdickt.

Das Tympano-Perioticum von Balaenoptera physalus (musculus) unterscheidet sich nach Beauregard von dem von Bal. rostrata mehr durch den Wuchs als durch die äußere Form. Es ist zwar voluminöser, aber zeigt sonst den gleichen Bau und die gleichen Merkmale des Tympano-Perioticum von Bal. rostrata. Unterschiedlich ist nur die Art der Verbindung der Bulla tympanica mit dem Petrosum, und zwar insofern, als bei Bal. physalus die beiden verbindenden Fortsätze erheblich kürzer sind und infolgedessen das Tympano-Perioticum eine kompaktere Masse bildet.

2. Trommelfell. (Textfig. 8, 9, Taf. VII u. VIII, Fig. 12, 13).

Vielleicht das interessanteste Merkmal am Gehörorgan der Bartenwale liegt in der äußerst charakteristischen und auffälligen Ausbildung des Trommelfells. Es besitzt eine vom Trommelfell aller anderen Säuger so abweichende Form, daß es schon die besondere Beachtung der ersten Forscher, die das Gehörorgan der Bartenwale untersuchten, auf sich gelenkt hat. Bei allen anderen Säugetieren ist das Trommelfell konvex nach innen gewölbt, während es bei den Bartenwalen konvex nach außen gewölbt ist. Beim erwachsenen Tier ragt es sogar als handschuhfingerförmiges Gebilde weit in den Gehörgang hinein. Anfänglich ist aber auch hier, wie ich beweisen kann, das Trommelfell konkav und wölbt sich erst später vor, um dann die vorgenannte Form zu bilden. Die Entwicklung des Trommesfelles geht auf beiden Seiten verschieden schnell vonstatten; es zeigt sich also hier eine Asymmetrie der beiden Seiten in bezug auf die Schnelle ihrer Entwicklung, ähnlich wie sich beim äußeren Ohr eine Asymmetrie der Lage geltend macht.

Ich bringe zunächst die Befunde an den einzelnen Embryonen.

Embryo I. Rechte Seite (Textfig. 8, Taf. VIII, Fig. 13).

Das Trommelfell zeigte hier schon im Prinzip die Ausbildung, die es auch beim erwachsenen Tier besitzt, nur war es natürlich noch nicht zu seiner definitiven Größe entwickelt. Die Länge des

Handschuhfingers betrug von der Spitze bis zur äußeren Bullawand bzw. bis zum Proc. medius bullae 15 mm, während er auf der diametral entgegengesetzten Seite bis zu einer Länge von 25 mm herunterreichte. Am proximalen Ende bildete er eine sackähnliche Ausbuchtung, in welcher der Proc. muscularis des Hammers lag. Im Innern des Trommelfells ging ein etwa 2 mm breites Bändchen bis hinunter an den Hammer. Dieses Bändchen zeigte eine entschieden festere Konsistenz als das eigentliche Trommelfell, doch zeigte es in seinem histologischen Aufbau die gleichen Merkmale wie dieses. Da es direkt aus dem eigentlichen Trommelfell hervorgeht, halte ich es für eine an den Innenseiten verwachsene Falte des Trommelfells.



Textfig. 9. Trommelfell. Letztes Vorwölbungsstadium.



Nat. Größe.



Textfig. 8. Trommelfell. Vollständig vorgewölbt.

Linke Seite (Textfig. 9, Taf. VII, Fig. 12).

Das Trommelfell zeigte hier eine niedrigere Entwicklungsstufe. Statt der in den Meatus auditorius externus hineinragenden Hervorwölbung fand ich hier eine etwa 8 mm tiefe Höhlung, deren Rand in dem Niveau des Proc. medius bullae fast eine Ellipse bildete. Die große Achse dieser Ellipse hatte eine Länge von 12 mm und die kleine Achse war 10 mm lang. Der Boden und die Wand der oben erwähnten Höhlung wurden durch ein feines, fast durchsichtiges Häutchen gebildet. An der vorderen Seite zeigte nun dieses Häutchen eine kammartige, vielfach geschlängelte, 2—4 mm hohe Falte. Diese Falte zog sich, am Grunde der Höhlung beginnend, in der Richtung nach dem oberen Rande der Höhlung zu, bog dort nach links um und lief auf der dem Proc. medius gegenüberliegenden

Seite auf gleicher Höhe bis zur hinteren Seite weiter, wo sie endete. An Stelle eines handschuhfingerförmigen Trommelfells zeigte uns dieses Stadium interessanterweise noch ein Trommelfell konkav nach außen, d. h. so, wie es alle anderen Säuger besitzen. Zugleich aber wies eine senkrecht sich erhebende Falte schon auf die spätere Entwicklung hin, die aus dem konkaven Trommelfell das konvexe hervorgehen läßt.

Embryo II. Hier war das Trommelfell noch nicht so weit entwickelt. Auf beiden Seiten fand sich hier eine ähnliche Höhlung, wie bei I auf der linken Seite. An der distalen Wand zeigte sich auf der rechten Seite eine kleine 3½ mm lange Falte von 1 mm Höhe. Links war diese Falte nur sehr schwach angedeutet und besaß kaum eine Höhe von ⅓ mm. Dieses letztere Entwicklungsstadium zeigte auch das Trommelfell des dritten Embryo.

Die Vorwölbung des Trommelfells geschieht also nicht auf die Weise, daß sich der am tiefsten liegende Teil der Höhlung als Spitze vorwölbt, wie es bei einem umgestülpten Handschuhfinger der Fall ist, sondern es bildet sich erheblich weiter oberhalb eine Falte, die schließlich zur Spitze des Trommelfells wird. Das Bändchen, das die Verbindung des Trommelfells mit dem Hammer bildet, legt sich erst mit dem Beginn der Vorwölbung an.

Ein typischer Annulus tympanicus ist nicht vorhanden. Das Trommelfell geht in die die Paukenhöhle auskleidende Schleimhaut über. Als Reste eines Trommelfellringes kann man vielleicht einige scharfe Knochenkämme bezeichnen, die sich am Petrosum bzw. am Proc. post. Petrosi befinden. Am Tympanicum ist nicht mehr die geringste Spur einer besonders prädestinierten Anwachsstelle des Trommelfells vorhanden.

Buchanan beschreibt bei dem Trommelfelle von Balaena mysticetus einen Valvularfortsatz, der den Innenraum des Handschuhfingers in zwei ungleich große Hohlräume teilt. Meiner Meinung nach ist der Valvularprozeß homolog der zu einem Bändchen verwachsenen Falte des Trommelfells von Balaenoptera physalus, nur erreicht es bei Balaena eine erheblichere Breite und verwächst, wie es nach den Abbildungen zu sein scheint, mit der gegenüberliegenden Seite. Home gibt eine sehr abweichende Zeichnung des Trommelfells von Balaena, doch Buchanan bemerkt dazu, daß dieser Fehler dadurch entstanden sei, daß Home ein beschädigtes Exemplar zur Präparation gehabt hätte. Buchanan fand bei dem Trommelfell von Balaena verschiedene Schichten. Unter der Cuticula fand er einen Nervenplexus, der auf eine „intermembranous

substance" aufgelagert war und unter dieser eine „Muscular coat". Ich konnte weder bei makroskopischer noch bei mikroskopischer Untersuchung außer einer schwachen äußeren Epidermisschicht eine Schichtung feststellen und fand stets eine gleichmäßig ausgebildete Membran, ein Befund, der wohl in der relativ niedrigen Entwicklungsstufe der untersuchten Embryonen seine Erklärung findet.

Die Hervorwölbung des Trommelfells der Bartenwale soll nach Boenninghaus aus akustischen Gründen erfolgt sein, d. h., es ist durch diese Form dem Trommelfell jede Möglichkeit genommen, durch Schallwellen erregt zu werden, die auf dem gewöhnlichen Wege zu ihm gedrungen sind. Wenn der Schall auf dem von Boenninghaus angegebenen Wege zur Paukenhöhle gelangt, so wäre es nicht ausgeschlossen, daß Schallwellen die Luft des schlauchförmigen Teiles des Gehörganges in Schwingungen versetzen, und so auch auf die Membrana tympani einwirken könnten. Diesem wirkt der Bau und die Beschaffenheit des Trommelfells in entschiedener Weise entgegen. Erwähnenswert erscheint ein Befund, den ich bei Embryo I machte. Hier schloß das Trommelfell nicht völlig die Paukenhöhle gegen den Gehörgang ab, vielmehr fand sich am Proc. medius den bullae, d. h. am ventralen Rande eine offene und natürliche Verbindung zwischen den beiden Hohlräumen vor. Bei den anderen Embryonen war von ihr nichts zu sehen und ebenso fehlt sie dem erwachsenen Tier, so daß sich über ihre Bedeutung schwer etwas behaupten läßt.

Paukenhöhle (Taf. VII, Fig. 7—11).

Nach Abtragung der Bulla tympanica und der bis 1 mm dicken Schleimhaut findet man eine ziemlich geräumige Höhlung, die Paukenhöhle. Dieser Hohlraum war bei den untersuchten Embryonen von einer gallertartigen Masse angefüllt, die auch bei Embryonen anderer Säugetiere und des Menschen von einigen Anatomen erwähnt wird. Da dieser Körper beim erwachsenen Wale nicht mehr gefunden wird, so scheint er, nachdem er erst eine gewisse Entwicklungsstufe erreicht hat, wieder zu verschwinden. Er zeigte bei dem am besten entwickelten Trommelfell und folglich auch in der am vollständigsten entwickelten Paukenhöhle die stärkste Entwicklung, während er bei den jüngeren Stadien erheblich geringer entwickelt war.

Nach Entfernung dieser Masse konnte man sehen, daß die Schleimhaut, die das Petrosum bedeckt, eine sehr eigentümliche

Form hat, wie es auch die Photographien zeigen. Man könnte dieses Gebilde, das in seinem Innern zahlreiche Gefäße besitzt, mit dem Corpus cavernosum tympanicum homologisieren. Beauregard ist indessen gegenteiliger Meinung, da dieses Gebilde nicht wie bei Zahnwalen und anderen Säugetieren in direkten Beziehungen zur Carotis interna steht. Ich glaube aber, daß diese Schleimhautbildung, wenn sie auch nicht mit dem Corpus cavernosum homologisiert werden darf, doch die gleiche Funktion wie bei Zahnwalen hat, d. h. eine akustische Funktion. Es wird nämlich durch diese Schleimhautauskleidung nach Boenninghaus dem muschelförmigen Tympanicum die Fähigkeit genommen durch Resonanz der in ihm eingeschlossenen Luft eine störende Interferenz hervorzubringen. Die bis hierher gedrungenen Schallwellen werden so abgeschwächt, daß sie nur in sehr geringem Maße imstande sein werden, in ein anderes Medium, in diesem Falle in die Luft der Paukenhöhle zu dringen und diese in Schwingungen zu versetzen.

Der äußere Teil dieses Gebildes ist ein fast homogenes Gewebe, je näher man aber an das Petrosum kommt, desto mehr Gefäße und Nervenfasern werden angetroffen.

Recht eigenartig ist die Entwicklung dieses Gebildes. Im frühesten Stadium (Taf. VII, Fig. 8) fand ich an dieser Stelle eine allseitig geschlossene Blase, auf deren Grund die Gefäße verliefen. Bei dem zweiten Entwicklungsstadium waren einzelne Falten dieser Blase mit dem Grunde verwachsen (Taf. VII, Fig. 7) und die noch bleibenden Hohlräume füllten sich mit einer gallertartigen Masse. Später wird diese Masse fester und die in das Lumen der Paukenhöhle einspringenden Falten wachsen bis zu einer gewissen Höhe weiter (Taf. VII, Fig. 9—11).

Nach Beauregard trennt dieser Körper beim erwachsenen Tiere die Paukenhöhle vom Sinus pterygoidius. Es muß in diesem Falle noch eine gewisse Umlagerung dieses Körpers eintreten, und zwar von der lateralen Fläche der Paukenhöhle an die orale, damit eine solche Scheidung bewirkt werden kann. Denn bei den von mir untersuchten Embryonen fand sich seine stärkste Ausbildung noch lateral in der Nähe der Gehörknöchelchenkette.

Gehörknöchelchen (Textfig. 10, 11, Taf. VIII, Fig. 15).

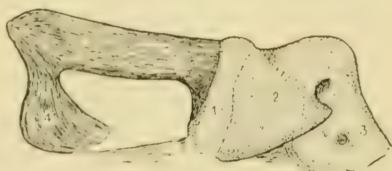
Nach der Entfernung des Trommelfells kann man zunächst nur den Proc. muscularis des Hammers sehen, während im übrigen die Knöchelchen mehr oder weniger von einem fibrösen Gewebe verdeckt sind, das ihm auch jede Bewegungsmöglichkeit nimmt.

Von dem natürlichen Zusammenhang der Gehörknöchelchen bin ich in der Lage, zwei photographische Aufnahmen vorzulegen, die eine ganz gute Vorstellung davon vermitteln.

Die Gehörknöchelchen sind von verschiedenen Autoren, z. B. von CAMPER (1762), HYRTL (1845), CARTE and MACALISTER (1867), DWIGHT (1872), DORAN (1878) und von BEAUREGARD (1893) eingehend beschrieben worden, so daß ich sie nur kurz vergleichend anatomisch, besonders in Hinsicht auf die der Zahnwale, beschreiben will.

Hammer (Textfig. 10).

Zunächst möchte ich erwähnen, daß auch bei den Bartenwalen die Chorda tympani den Kopf des Hammers durchbohrt, wie dieses auch von BOENNINGHAUS bei den Zahnwalen beschrieben worden ist. Beim erwachsenen Tier war diese Öffnung so außerordentlich eng, daß man fast von einer Verwachsung sprechen konnte. Besonders bemerkenswert erscheint mir ein Befund bei Embryo II. Der Proc. folianus des Hammers ist, wie bei Zahnwalen, an der Glaserspalte mit der Bulla tympanica verwachsen. Bei Embryo II (Balaenoptera musculus L.) ließ sich dieser Fortsatz ohne jede Schwierigkeit aus der eigentlichen Bulla herauspräparieren, da sich zwischen beiden noch ein dünnes Häutchen befand. Herauspräpariert zeigt die Spitze des Proc. folianus die Form eines nach oben unter einem Winkel von 30° umgebogenen Hakens.

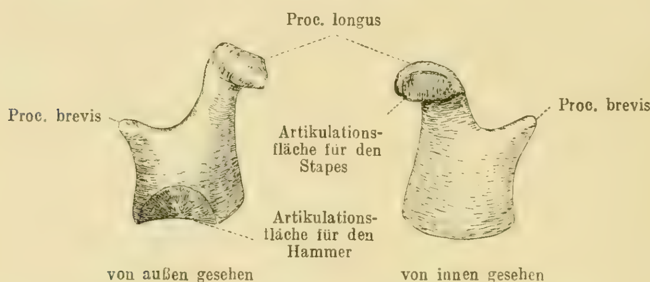


Textfig. 10. *1* Hammer, *2* Amboß, *3* Steigbügel, *4* Verwachsungsstück des Proc. folianus.

Der Amboß ist schon oft und ausführlich beschrieben worden. Verglichen mit dem Ambos der Zahnwale ist seine Form doch recht abweichend. Nach seiner äußeren Form steht er dem Amboß der Landsäugetiere näher als dem der Zahnwale. Zwar ist auch eine Verkürzung des kurzen Fortsatzes bei ihm zu beobachten, doch ist seine Verschmälerung im Verhältnis zum langen Fortsatze nicht so bedeutend wie bei den Zahnwalen. Die Lage der Artikulationsfläche mit dem Hammer erinnert mehr an den Amboß der Odontoceti.

Der Steigbügel ist wenig von dem gleichen Knochen der Zahnwale unterschieden. Er ist dick und plump wie bei allen

Cetaceen. Das Spatium intercrurale ist bei den Embryonen noch vorhanden, scheint aber auch wie bei den Zahnwalen mit zunehmendem Alter wenigstens bei einigen Arten zu verschwinden. Beim erwachsenen Balaenoptera physalus war keine Öffnung mehr im



Textfig. 11. Linker Amboß von Balaenoptera physalus.

Stapes vorhanden. Bei einem etwas über 5 m langen Zwergwal (Balaenoptera acuto rostrata) war dagegen noch ein verhältnismäßig großes Spatium intercrurale zu beobachten.

3. Ohrtrompete.

Die Ohrtrompete der Bartenwale ist ein verhältnismäßig sehr kleines Rohr ohne jede Knorpelbedeckung, dessen Länge bei I 20 mm, bei II 16,5 mm und bei III 8 mm betrug. Im allgemeinen hat die Tuba Eustachi einen geradlinigen Verlauf und zieht von den Choanen in dem Winkel, den der Processus digitiformis des Pterygoids mit dem inneren Rande des Sphenoids bildet, nach dem Sinus pterygoidius in einer Richtung, die in bezug auf die mediane Mittellinie des Schädels einen Winkel von 45—50° bildet. Die Einmündungsstelle der Tuba in den Sinus pterygoidius ist durch eine Hautklappe verschlossen und daher sehr schwer aufzufinden. Die Öffnung in den Choanen ist ein einfaches Loch. Nach Lillie sollen die Wände der ganzen Tube mit einer Sphinktermuskulatur versehen sein. Bei den Embryonen konnte ich weder makroskopisch noch mikroskopisch eine besonders entwickelte Muskulatur der Ohrtrompete feststellen.

Ein Längsschnitt durch die Tuba Eustachii gab ein charakteristisches Bild, da ihr Inneres von sinusartigen Ausbuchtungen erfüllt ist. Ein freies Lumen hatte die Ohrtrompete bei keinem der von mir untersuchten Embryonen, auch war die an und für sich recht kleine Röhre mit einer koagulierten Masse verklebt. Rüdinger hat diese Masse auch in den Tuben menschlicher Embryonen, in einigen Fällen sogar bei neugeborenen Kindern vorgefunden. Bei

den Bartenwalembryonen fand ich fast überall, wo irgend ein größerer Hohlraum war, diese Masse, die, wie ich glaube, auch zum Teil auf eine Zersetzung des Epithels durch das Konservierungsmittel zurückzuführen ist.

4. Luftsinus.

Bei den erwachsenen Bartenwalen fand Beauregard vier Luftsinus, und zwar: den Sinus peribullaire, den Sinus pterygoidiens, den Sinus postérieur und den Sinus moyen. Bei den von mir bearbeiteten Bartenwalembryonen habe ich außer dem Sinus peribullaris nur den Sinus mit Sicherheit feststellen können, den Beauregard als Sinus moyen bezeichnet und der nach Boenninghaus mit dem Sinus epitympanicus übereinstimmt. Schon Boenninghaus erwähnt, daß bei den kleinsten Embryonen von Phocaena noch kein Hohlraum vorhanden ist und daß sich erst der Sinus peribullaris und von diesem aus sich die anderen pneumatischen Hohlräume entwickeln.

Beauregard betrachtet den Innenraum des handschuhfingerförmigen Trommelfells als Sinus moyen, eine Homologisierung, der ich mich anschließen kann.

Der größte der pneumatischen Hohlräume — der Sinus pterygoidius (Sinus pterygoidiens) — scheint sich erst verhältnismäßig spät zu entwickeln dadurch, daß die das Tympano-Perioticum umgebenden Knochen sich im Gegensatz zum Tympano-Perioticum noch erheblich vergrößern und vor allem nach vorn zu vom Tympano-Perioticum abrücken. Dieses kann man deutlich durch die Abrückung des Proc. digitiformis des Pterygoids beobachten, der beim Embryo noch die Bulla tympanica berührt, während er beim erwachsenen Tier fast 10 cm von dieser entfernt ist. Die Tuba Eustachii mündet bei den Embryonen noch direkt in die sogenannte Paukenhöhle.

Die übrigen Sinus waren noch nicht entwickelt und es fanden sich auch keine Entwicklungsstadien.

Zusammenfassung der Resultate.

Zum Schluß will ich die bei der Untersuchung meines Materials gemachten Befunde kurz zusammenstellen und daran einige allgemeine Betrachtungen knüpfen.

1. Der äußere Gehörgang der Bartenwale entbehrt im Gegensatz zu dem der Zahnwale jeder Knorpelbedeckung (abweichend von Boas). Das äußere Ohr der Bartenwale ist in dieser Beziehung weiter reduziert als das der Zahnwale.

2. Die handschuhfingerförmige Vorwölbung des Trommelfells kann nicht als Ursache der schlauchförmigen Erweiterung des membranösen Gehörganges angesehen werden, da sie ontogenetisch später auftritt.

3. In der Wand des Gehörganges finden sich Knäueldrüsen aber keine Talgdrüsen. Der starke Sekretflock kann daher nicht als echtes Ohrenschmalz (Lillie) bezeichnet werden.

4. Es konnten an Bartenwalembryonen Rudimente echter Ohrmuskeln festgestellt werden, ein Beweis dafür, daß auch die Bartenwale früher ein äußeres Ohr besessen haben müssen, trotz des Fehlens eines rudimentären Ohrknorpels wie ihn die Zahnwale besitzen.

5. Die rudimentären Ohrmuskeln konnten als Musculus auriculo labialis inferior und Musc. auricularis superior (Ruge) erkannt werden.

6. Der Proc. medius der Bulla der Bartenwale entwickelt sich erst verhältnismäßig spät. Bei jüngeren Embryonen findet sich an dieser Stelle eine tiefere Einbuchtung des Knochens.

7. Die Bulla entwickelt sich vom Petrosum aus und die innere Lippe rollt sich entwicklungsgeschichtlich erst spät ein.

8. Bei jüngeren Bartenwalembryonen hat das Trommelfell noch die für die Landsäugetiere charakteristische Form (konkav nach außen); erst allmählich kommt es zur Entwicklung der handschuhfingerartigen Form (konvex nach außen). Es handelt sich hier nicht um seine Ausstülpung des gesamten Trommelfells, sondern um das Vorwachsen einer kleinen seitlichen Falte des Trommelfells.

9. Das Bändchen, welches die Verbindung von Trommelfell und Hammer bildet, entwickelt sich als eine nach innen gerichtete Falte des Trommelfells.

10. Der Kopf des Hammers wird auch bei Bartenwalen von der Chorda tympani durchbohrt.

11. Der Proc. folians des Hammers hat an seinem Ende die Form eines scharf umgebogenen Hakens, der in eine Lücke der Bulla eingefügt ist. Bei älteren Embryonen kommt es durch Verschmelzung dieses Hakens mit der Bulla zu einer festen Verwachsung des Hammers.

12. Die Tuba Eustachii besaß bei den von mir untersuchten Bartenwalembryonen keine Knorpelbedeckung; bei Zahnwalen fand Boenninghaus noch Reste einer solchen.

13. Von den vier bei den Bartenwalen vorhandenen Luftsinus fand sich bei den Embryonen der Sinus peribullaris und der

Sinus moyen Beauregards (Sinus epitympanicus (?) Boenninghaus).

14. Der Sinus pterygoideus entwickelt sich erst spät, dadurch, daß der Proc. digitiformis des Pterygoids, der beim Embryo noch die Bulla berührt, von der Bulla weit abrückt.

Auf Grund dieser Befunde möchte ich nun das äußere und mittlere Ohr der Bartenwale in großen Zügen vergleichend anatomisch betrachten.

Die äußere Ohrmuschel und der knorpelige Gehörgang zeigt innerhalb der Säugetierreihe die mannigfachsten Verschiedenheiten und Umwandlungen. Bei den Landsäugetieren ist eine bewegliche und durch Knorpel gestützte äußere Ohrmuschel fast stets vorhanden und es läßt sich dabei meist ein Zusammenhang zwischen ihrer Ausbildung und der Schärfe des Hörens konstatieren. So erreicht die Ohrmuschel mancher Fledermäuse, die doch äußerst scharf hören, in bezug auf die Körpergröße eine erhebliche Größe. Nur in seltenen Fällen fehlt sekundär die Ohrmuschel, so z. B. bei Talpa, wo ein äußeres Ohr beim Graben in der Erde hinderlich wäre. Mehr solcher Anpassungserscheinungen treffen wir dann bei den temporären Wassersäugetieren an. Bei Hippopotamus ist noch eine gut ausgebildete und bewegliche äußere Ohrmuschel vorhanden. Bei den Otariiden ist diese schon relativ sehr klein und bei den Phociden ist nur in sehr seltenen Fällen (beim neugeborenen Tier) ein Rudiment der äußeren Ohrmuschel sichtbar (Boenninghaus). Bei den stationären Wassersäugetieren finden wir nur die erste Anlage eines äußeren Ohres beim Embryo, nämlich die fünf Aurikularhöcker, beim erwachsenen Tier ist eine äußere Ohrmuschel nicht mehr vorhanden. Während sich in diesem Punkte Zahn- und Bartenwale völlig gleich verhalten, zeigen sie einen erheblichen Unterschied in betreff des Ohrknorpels. Bei Zahnwalen ist noch ein deutlich erkennbarer Ohrknorpel vorhanden, den Boenninghaus auf Grund der daran inserierenden Muskeln als Rudimente der unter die Haut gezogenen Ohrmuschel bezeichnete. Bei Bartenwalen ist aber normalerweise kein Ohrknorpel vorhanden. Nur Boas beobachtete an einem Kopf von Balaenoptera rostrata ein sehr rudimentäres Knorpelstück; ich konnte auch bei aufmerksamster Präparation keinen Knorpel finden. Daß aber auch die Vorfahren der Bartenwale eine äußere Ohrmuschel besessen haben müssen, machen die Untersuchungen von Kükenthal wahrscheinlich.

Verschiedene Umwandlungen macht auch der membranöse Gehörgang durch. Bei den Landsäugern ist er ein gleichmäßig weites, nie verstopftes Rohr, das auch durch Aneinanderlegen der Wände nie geschlossen wird. Die ersten Anpassungserscheinungen treffen wir bei den temporären Wassersäugetieren, die hier freilich nicht in einer Verengung, sondern in einer Lageveränderung des Gehörgangs bestehen. Bei Phoca verläuft der Gehörgang in seinem letzten Teil seitlich unter der Haut nach vorn. Dieser abnorme Verlauf hat seinen Zweck darin, daß so durch den seitlichen Wasserdruck der Gehörgang passiv geschlossen werden kann. Bei den stationären Wassersäugetieren ist schon eine erhebliche Formveränderung eingetreten. Der Gehörgang wird verengt. Bei Zahnwalen ist eine Verengung seines ganzen Verlaufes eingetreten, so daß man fast von einem obliterierten Gehörgange sprechen kann. Bei Bartenwalen ist nur der distale Teil verengt, während der proximale Teil noch seine ursprüngliche Weite besitzt. Dieser weite Teil wird aber durch den „Pflock von Ohrenschmalz" völlig ausgefüllt, so daß auch hier der Gang in seiner ganzen Länge versperrt ist. Es wird also die Ausschaltung des äußeren Gehörganges für die Schalleitung bei den beiden Ordnungen der Wale auf ganz verschiedene Weise bewirkt und das gleiche Ziel auf verschiedenen Wegen erreicht.

Bei den Landsäugetieren ist eine wohlausgebildete Ohrmuskulatur zur Bewegung der Ohrmuschel vorhanden. Bei den temporären Wassersäugetieren wird sie zu Schließmuskulatur transformiert, so z. B. bei Hippopotamus. Doch schon bei Phoca verlieren einige dieser Muskeln ihre Funktion und nur die Muskulatur, die das Öffnen der passiv geschlossenen Gehörgangsöffnung bewirken soll, bleibt gut ausgebildet. Bei den Waltieren, bei denen der membranöse Gehörgang schon embryonal eine weitgehende Verengerung erfährt, ist die Ohrmuskulatur vollständig rudimentär geworden. Bei Zahnwalen findet man vier bis fünf rudimentäre Muskelbündelchen, die man als Ohrmuskulatur bezeichnen kann, während auch schließlich bei Bartenwalen nur noch zwei Bündelchen deutlich unterschieden werden konnten. Das Vorhandensein dieser rudimentären äußeren Ohrmuskulatur bei Bartenwalen ist ein weiterer Beweis dafür, daß diese Tiere auch in phylogenetisch früherer Zeit eine äußere Ohrmuschel besessen haben müssen. Merkwürdig ist es, daß gerade die Muskeln beim Bartenwal noch vorhanden sind, die beim erwachsenen Seehund stark reduziert sind. Dieses läßt vermuten, daß bei den Vorfahren der Bartenwale der Ohrverschluß ein anderer war, als er jetzt bei Phoca ist.

Im Mittelohr treten die Übergänge vom Landsäugetier zum stationären Wassersäugetier weniger klar zutage. Das Trommelfell ist bei den Landsäugetieren eine zarte durchsichtige Membran, konvex nach innen gewölbt, die durch Schallwellen, die durch den äußeren Gehörgang an sie gelangen, in Schwingungen versetzt wird. Bei den temporären Wassersäugern ist diese Schalleitung nicht verlegt und das Trommelfell zeigt noch im allgemeinen ein unverändertes Bild. Bei den stationären Wassersäugetieren zeigt uns die Ausbildung des Trommelfells an, daß hier eine veränderte Schalleitung an die Stelle der normalen getreten sein muß. Bei Zahn- und Bartenwalen ist der Gehörgang in seiner ganzen Ausdehnung verengt oder verstopft und Schallwellen können auf diesem Wege nicht mehr an das Trommelfell gelangen. Schwingende Membranen nun, denen die Schwingungsmöglichkeit genommen ist, entwickeln sich im Gegensatz zu anderen Organen, die ihre Funktionen verloren haben, nicht regressiv, sondern progressiv (Boenninghaus). So hat sich bei Zahnwalen das Trommelfell stark verdickt. Doch ist hier diese Membran noch ebenso konvex nach innen gewölbt wie bei den Landsäugetieren. Allein die Bartenwale besitzen ein Trommelfell, das sich konvex nach außen in den Gehörgang vorwölbt. Nimmt man aber an, daß auch sie ursprünglich ein nach Art der Landsäugetiere gebautes und funktionierendes Ohr besessen haben, so müßte auch ihr Trommelfell die normale Form konvex nach innen besessen haben. Diese Annahme wird nun durch den entwicklungsgeschichtlichen Befund bestätig, der bei den Bartenwalembryonen ein so geformtes Trommelfell kennen lehrte. Erst in den späteren Entwicklungsstadien bekommt es die bekannte fingerförmige Vorwölbung, die wohl als die beste Anpassungserscheinung an das Hören im Wasser zu bezeichnen ist. Wie diese Form entstanden sein kann, läßt sich schwer sagen. Einer der Hauptfaktoren kann sehr wohl eine ebenso wie bei den Zahnwalen eintretende progressive Entwicklung des Trommelfells sein. Denn die Art der Vorwölbung zeigt, daß wir es hier mit einer Wachstumserscheinung zu tun haben.

Die Verbindung des Trommelfells mit den Gehörknöchelchen macht auch verschiedene Umwandlungen durch, bis sie schließlich zu einer losen Verbindung wie bei Bartenwalen wird. Die Landsäugetiere besitzen ein ziemlich langes Manubrium mallei, das bis in die Mitte des Trommelfells reicht und dort befestigt ist. Bei den Zahnwalen wird nach Boenninghaus durch die starke Ausbuchtung der lateralen Bullawand die Verbindung des Trommelfells mit dem Hammer in die Länge gezogen und diese Membran in den für die

Zahnwale charakteristischen Sporn ausgezogen. Bei den Bartenwalen wird die Verbindung nicht von einem von der Mitte des Trommelfells ausgehenden Sporn gebildet, sondern von einem Bändchen, das sich als Falte des Trommelfells anlegt und bei der Verlagerung der Gehörknöchelchen ebenfalls in die Länge gezogen wird.

Die Gehörknöchelchen zeigen schon innerhalb der Landsäugetierreihe mannigfache Formenverschiedenheiten, doch sind sie im allgemeinen dünne und sehr leicht zerbrechliche Knöchelchen, die durch Gelenke beweglich verbunden sind. Bei den temporären Wassersäugern tritt eine Verdichtung der Knochensubstanz ein, der HENNICKE eine mechanische, BOENNINGHAUS eine akustische Ursache zugrunde legt. Bei den Waltieren erreicht die Dichtigkeit der Gehörknöchelchen den Höhepunkt. Einen Grund hierfür haben wir in der veränderten Schalleitung zu suchen. Der Hammer, dessen Proc. folianus bei manchen Landsäugetieren embryonal, bei anderen dauernd mit der Glaserspalte verwachsen ist (HYRTL), ist bei den Walen stets mit der Bulla verwachsen. Bei den Landsäugern ist aber der Proc. folianus bei einer Verwachsung so dünn, daß der Hammer äußerst leicht federt, während er bei den Walen so stark verdickt ist, daß selbst unter der Lupe keine Bewegung des festgewachsenen Hammers wahrzunehmen ist. Daß wir aber auch hierin eine sekundäre Erscheinung zu sehen haben, zeigt der Umstand, daß ich bei einem Bartenwalembryo den schon verknöcherten Proc. folianus des Hammers noch nicht mit der Bulla verwachsen fand.

Bei beiden Walordnungen finden wir also in hervorragender Weise Anpassungen an das Hören im Wasser. Bei Zahnwalen ist die äußere Ohrmuschel verschwunden, der Gehörgang in seiner ganzen Ausdehnung verengt, aber noch mit Knorpel bedeckt, das Trommelfell ist stark verdickt und seine Verbindung mit den Gehörknöchelchen ist gelöst. Die Gehörknöchelchen selbst sind dichter und bewegungslos geworden. Das Tympano-Perioticum ist vom Schädel abgerückt und durch Bindegewebe nach Möglichkeit akustisch isoliert. Bei Bartenwalen treffen wir Anpassungserscheinungen, die dasselbe bewirken, aber auf andere Weise entstanden sind und so recht erhebliche Unterschiede von den Zahnwalen zeigen. Die äußere Ohrmuschel ist ebenfalls verschwunden, der äußere Gehörgang ist aber nur in seinem distalen Teile verengt, während in dem weit gebliebenen Teile durch Verstopfung dasselbe bewirkt wird.

Die Knorpelbedeckung ist vollständig geschwunden. Das Trommelfell ist fingerförmig vorgewölbt und die Verbindung mit den Gehörknöchelchen wird nur durch ein Bändchen bewirkt. Das

Tympano-Perioticum ist nicht abgerückt vom Schädel. aber es wird nur durch zwei Fortsätze am Schädel festgehalten.

Literatur.

Bardeleben, Handbuch der Anatomie des Menschen. Jena 1897.

v. Baer, Die Nase der Cetaceen, erläutert durch Untersuchung der Nase des Braunfisches (Delphinus phocaena) in: Isis (Oken), Bd. II, H. 8. 1826.

Boenninghaus, Zur Anatomie und Physiologie des Walohres in Verh. deutschen otologischen Ges., 10. Vers. 1901.

Ders., Der Rachen von Phocaena communis Less. Eine biologische Studie in: Zoologische Jahrb., Bd. XVII, Anat. 1902.

Ders., Das Ohr des Zahnwales zugleich ein Beitrag zur Theorie der Schalleitung. Eine biologische Studie. Zoolog. Jahrb. Anat., Bd. XIX, 1903.

Bonnet, Lehrbuch der Entwicklungsgesch., 2. Aufl. Berlin 1912.

Bronn, Klassen und Ordnungen des Tierreiches, Bd. VI, Abt. 5. Leipzig 1874—1900.

Beauregard, Recherches sur l'apparail auditif chez les mamifères im Journal de l'anat. et de la phys., année 29, 30. 1893/94.

Bezold, Funktionelle Prüfung des menschlichen Gehörorgans. Wiesbaden 1897, 1903, 1909.

Boas, I. E., Ohrknorpel und äußeres Ohr der Säugetiere. Kopenhagen 1912.

Buchanan, Thomas, Physiological Illustrations of the organ of hearing. London 1828.

Camper, Pierre, Abhandlung über das Gehör des Caschelottes oder Pottfisches, 1762; Abhandlung über den Sitz des beinernen Gehörwerkzeuges selbst in den Walfischen, 1776; beides in Campers kleineren Schriften, deutsch von Herbell. Leipzig 1784/85.

Claudius, Physiologische Betrachtungen über das Gehörorgan der Cetaceen und das Labyrinth der Säugetiere. Kiel 1858.

Cuvier, Vorlesungen über vergleichende Anatomie, deutsch von Meckel. Leipzig 1809.

Denker, Zur Anatomie des Gehörorgans der Cetacea in: Anat. Hefte (Merkel, Bonnet), Bd. XIX. 1902.

Doran, Morphology of the Mammalian ossicula auditus in: Trans. Linn. Soc. London, Vol. I, Zool. 1879.

Dwight, Thomas, Description of the Balaenoptera musculus in: Memoirs of Boston Soc. of Nat. Hist., Vol. II. 1871—78.

Ellenberger, W. und Baum, H., Handbuch der vergleichenden Anatomie der Haustiere, 9. Aufl. Berlin 1900.

Eschricht, Zool.-anat.-physiol. Untersuchungen über die nordischen Waltiere. Leipzig 1849.

Flower, On Risso's Delphin, Grampus griseus (Cuv.) in: Trans. zool. Soc. London, Vol. VIII, 1874.

Ders., Einleitung in die Osteologie der Säugetiere. Leipzig 1888.

Gray, The external auricular opening and the external auditory meatus in the Greenland right-whale (Balaena mysticetus) in: Journ. of anat. and phys. 1889.

v. Helmholtz, Die Lehre von den Tonempfindungen. Braunschweig 1862, 5. Aufl. 1896.

Ders., Die Mechanik der Gehörknöchelchen und des Trommelfells in: Arch. ges. Physiolog., Bd. I. 1868.

Hennicke, Über die Anpassung des Gehörorgans der Wassersäugetiere an das Leben im Wasser i. d. Monatsschr. f. Ohrenheilk. 1902.

Hertwig, O., Handbuch der Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere. Jena 1906.

Home, Everard, An Account of some Pecularities in the Structure of the organ of Hearing in the Balaena Mysticetes of Linnaeus in Phil. Trans. London, Tome I. 1812.

Ders., Lectures of comparative Anatomy, Vol. III, IV. London 1823.

Howes, Some points in the anatomy of the porpoise (Phocaena communis) in: Journ. Anat. Physiol., Vol. XIV. 1880.

Hunter, Observations on the structur and oeconomy of whales in: Phil. Trans. Roy. Soc. London, Vol. LXXVII. 1787.

Hyrtl, Vergleichend-anatomische Untersuchungen über das innere Gehörorgan des Menschen und der Säugetiere. Prag 1845.

Kükenthal, W., Vergleichend-anatomische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Waltieren: in Jena. Denkschr. Bd. III. 1893.

Ders., Die Wale der Arktis in: Fauna arctica (Römer-Schaudinn). Jena 1900.

Lillie, On the anatomy and biology of the larger Cetacea in: Proceedings. Zool. Soc. London, Vol. II. 1910.

Rapp, Die Cetaceen, zoolog.-anatomisch dargestellt. Stuttgart und Tübingen 1837.

Rüdinger, Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Histologie der Ohrtrompete. München 1870.

Ruge, Über die Gesichtsmuskulatur der Halbaffen in: Morph. Jahrb., Bd. XI. 1886.

Vermenlen, H. A., Die Tuba auditiva beim Pferde und ihre physiologische Bedeutung in: Morph. Jahrb., Bd. XL. 1910.

Druck von Ant. Kämpfe, Jena.

Die Fische der Deutschen Grenzexpedition 1910 in das Kaiser-Wilhelms-Land, Neu Guinea.

Von

Dr. **Albrecht Hase**, Jena.

Mit 16 Figuren im Text.

Die Deutsche Grenzexpedition 1910 in das Kaiser-Wilhelms-Land (Neu Guinea) brachte an Fischen nur eine geringe Ausbeute. Die Ziele der Expedition waren ganz andere und eine zoologische Sammeltätigkeit konnte nur nebenher betrieben werden. Um so mehr ist es dem Leiter der Expedition, Prof. LEONHARD SCHULTZE (Marburg-Lahn), zu danken, daß er, trotz der großen Schwierigkeiten, wenigstens einige Fische aus den bisher noch wenig bekannten Gegenden mitbrachte. Vor allem sind ichthyologisch in Nord-Neu Guinea noch große Lücken auszufüllen, besonders hinsichtlich der Süßwasserfische. Es ist jedes Objekt von dort wertvoll, weil es, wenn auch oft in bescheidenem Maße, zur Lösung der tiergeographischen Probleme Neu Guineas beiträgt. Vor allem beanspruchen die echten Süßwasserfische von Neu Guinea großes Interesse, Küsten- und Brackwasserformen sind ja viel weniger als Beweisstücke in positivem Sinne anzusprechen aus allgemein bekannten Gründen.

In neuester Zeit hat WEBER (1908 u. 1913) die Süßwasserfische von Neu Guinea zusammenfassend bearbeitet auf Grund eines verhältnismäßig reichen Materials und auch tiergeographisch beleuchtet. Ferner lagen WEBER (1911) Fische von den Aru- und Kei-Inseln (südwestlich von Neu Guinea) zur Bearbeitung vor, er war also zu seinen Schlüssen berechtigt. WEBER ist zu dem Resultat gelangt, daß Süd- und Nord-Neu Guinea in bezug auf die Süßwasserfische recht beträchtlich Unterschiede zeigen.

Bei der Bestimmung der mir vorliegenden Arten bin ich deshalb doppelt vorsichtig verfahren und habe es nicht verschmäht, des öfteren den Rat des Kollegen Dr. PAPPENHEIM, des Ichthyologen des Berliner Museums, zu erbitten. Ihm möchte ich auch an dieser Stelle für seine freundliche Hilfeleistung bestens danken.

Dann aber gilt mein Dank auch Herrn Prof. Leonh. Schultze, der mir diese Ausbeute zur Bestimmung und Bearbeitung freund-ichst überlassen hat[1]).

Kurz nachdem diese Arbeit abgeschlossen war und sich nicht mehr in meinen Händen befand, erschien die zweite umfassendere Bearbeitung der Süßwasserfische von Neu Guinea von Weber (1913). Ich sah mich deshalb veranlaßt, das Manuskript nochmals zu überarbeiten, weil eine Form, die ich als neu beschrieben hatte, auch in Webers zweiter Arbeit als neu genannt wird. Da er jedoch die Priorität besitzt, so habe ich den von mir geschaffenen Speziesnamen wieder gestrichen. Eine zweite Form — eine Eleotrisart — hatte ich, da das Exemplar nicht gut erhalten war, nicht ganz sicher bestimmen können, zumal die Diagnosen, auf die ich angewiesen war (Bleeker), recht ungenau waren. Weber lag dieselbe Art vor, und er hat sie als neu aufgestellt. Ich habe mich in diesem Falle Weber angeschlossen.

Die Ausbeute bestand im ganzen aus 23 Fischen und einen Kopf und Flossen — den hierzu gehörenden Körper hatten die Träger entwendet und aufgegessen. Mit vieler Mühe nur konnte der Kopf gerettet werden. Diese 23 Stück gehören 6 verschiedenen Familien und 8 verschiedenen Gattungen und Arten an.

Auf Grund dieser kleinen Sammlung bindende Schlüsse zu ziehen, halte ich mich nicht für berechtigt. Es ist auch, wenigstens für die Fische, bevor nicht größere Ausbeuten aus dem Süßwasser von Neu Guinea wieder vorliegen, wesentlich Neues tiergeographisch nicht zu erwarten. Echte Süßwasserformen sind bei der Leonh. Schultzeschen Ausbeute nur die Welse. Aber gerade diese Gruppen ist im Indisch-Pacifischen Archipel so artenreich vertreten, daß man sie vorsichtig bewerten muß. Alle übrigen Formen, auch die im Süßwasser gefangenen, haben die Gewohnheit, in die Flüsse (besonders wo sich der Gezeitenstrom geltend macht) aufzusteigen, eventuell sind es Brackwasserbewohner.

Ich habe mich deshalb auf eine Bestimmung der Arten beschränkt, aber gleichzeitig Abbildungen zugefügt, wo es mir rätlich erschien. Und zwar aus doppeltem Grunde, einmal, um späteren Autoren das Bestimmen der von mir als neu beschriebenen Spezies zu erleichtern; ferner um einige Fehler, Lücken und Irrtümer auszuschalten, die sich in den älteren Diagnosen von dort vorkommenden schon bekannten Arten finden und um unsere

1) Leider hat sich die Bearbeitung durch Krankheit, Institutsumbau mehr verzögert, als mir selbst lieb war.

leider meist recht lückenhafte anatomische Kenntnis dieser fremden Formen wenigstens um ein ganz bescheidenes Maß zu bereichern. — Bei den Angaben der Größenverhältnisse bin ich von dem meist bisher üblichen Brauch etwas abgewichen. Ich habe einmal alle Maße in Zentimetern angegeben und diese Originalmaße in die Tabellen eingesetzt. Auf diese Art sind die sonst immer etwas unsicheren Angaben, wie „Kopf etwa ein Drittel der Gesamtlänge; Körperlänge ungefähr $4^1/_5$mal der Höhe usw." genau nachmeßbar. Man kann die Verhältniszahlen aus den Tabellen sofort berechnen. Dann habe ich immer die drei Originalmaße (Kopf: Rumpf: Schwanz) angegeben, wobei der Kopf von der Schnauzenspitze bis zum äußersten Operkularrand, der Rumpf vom Operkularrand bis zum After, der Schwanz vom After bis zur äußersten Spitze der Schwanzflosse gerechnet wurde. Durch die Maße ist es möglich, sich ein Bild des Fisches zu konstruieren natürlich unter Benutzung der anderen Maße. Leider sind ja nicht von allen Autoren Angaben gemacht worden, in welcher Weise sie ihre Maße genommen, z. B. ob „bis zur Wurzel der Schwanzflosse oder ob bis zur Spitze" usf., so daß hierdurch oft eine Artdiagnose so außerordentlich erschwert, ja oft unmöglich gemacht wird.

Zunächst gebe ich eine Übersicht des von Leonh. Schultze gesammelten Materials und ich trenne dabei die bisher bekannten Arten von denen, die als neu erkannt wurden.

A. Schon bekannte Arten.

Fam. Pristipomatidae	1. Pristipoma argyreum.
„ Mullidae	2. Upenoides sulphureus.
„ Siluridae	6. Arius leptaspis.
„ Scombresocidae	8. Hemirhamphus buffonis.

B. Bisher[1]) unbekannte Arten.

Fam. Sciaenidae	3. Corvina papuensis Hase n. sp.
„ Gobiidae	4. Boleophthalmus novae guineae Hase n. sp.
„ Gobiidae	5. Eleotris Herwerdenii[1]) M. Web. n. sp.
„ Siluridae	7. Copidoglanis Gjellerupi[1]) M.Web. n.sp.

1) Ich sagte bereits in einer vorhergehenden Anmerkung, daß M. Webers zweite Abhandlung (1913) erschien, als mein Manuskript fertig war, und ich ihm deshalb die Priorität selbstverständlich überlasse. Ich bin aber berechtigt, diese zwei Arten auch als bisher unbekannt mit anzuführen.

Die Zahlen vor den Artnamen geben die Reihenfolge in GÜNTHERS Katalog an und in derselben Folge sind sie auch im Text behandelt.

Zu obigen noch ein Fragment, nur Kopf und Flossen vorhanden.

Fam. Percidae 9. Diacope sp.?

---

1. Glasbezeichnung: L. SCHULTZE, Nr. 149, 150. Fische aus dem Mündungsgebiet des Tami.

Familie: **Pristipomatidae Gthr.**

Gattung: **Pristipoma Cuv.**

Pristipoma argyreum Gthr. = Pristipoma guaraka Day.

Br. VII., D. 12/14; C. 22; A 3/7; P. 16; V. 1/5. Sq. 45 bis 48, $\frac{5/6}{10/12}$.

Die Maße der vorliegenden zwei Exemplare sind folgende (in Zentimeter):

	I	II
Kopf : Rumpf : Schwanz . .	4,6 : 5,2 : 4,5	4,2 : 4,4 : 4,5
Kopflänge	4,6	4,2
Körperlänge	13,5	12,7
Totallänge	15,8	14,5
Körperhöhe	5,0	4,7
Augendurchmesser . . .	1,1	1,1
Augenabstand	1,2	1,2

Die Farbe der Alkoholexemplare ist schön silberglänzend, auch auf den Stacheln der Rückenflosse. Der Kiemendeckel mit einem dunklen Fleck, der in der Textfig. 1 angedeutet ist. Die Zahl der Flossenstrahlen wurde in die Textfig. 1 genau eingetragen, die Beschuppung nur angedeutet.

Fundort. Mündungsgebiet des Tami.

DAY (1876) sagt von dieser Spezies in betreff des Vorkommens: „Habitat. Sea of India to the Malay Archipelago, said to have been captured in fresh water.“ Diese Angabe wird durch vorliegenden Fund bestätigt.

2. Glasbezeichnung: L. Schultze, Nr. 149, 150. Mündungsgebiet des Tami.

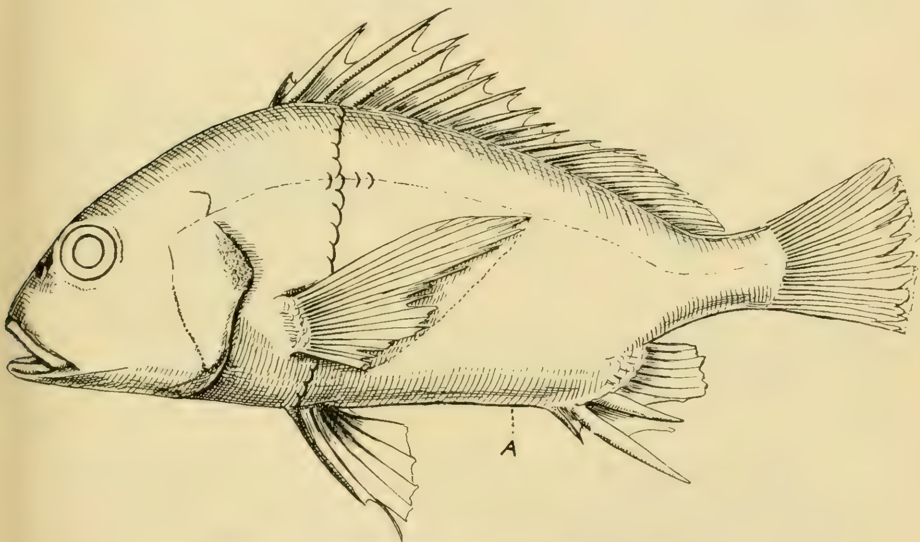
Familie: **Mullidae Gray.**

Gattung: **Upeneoides Bleeker.**

Upeneoides sulphureus Gthr. = Upeneoides sulphureus Bleeker.

D.$_1$ 8/0, D.$_2$ 1/8; C. 23; A. 7; P. 16; V. 1/5. Sq. 38—40, $\frac{3}{5}$. Rad. branch. III.

Es liegen zwei Exemplare vor von 13,5 und 14,0 cm Totallänge inkl. der Schwanzflosse.



Textfig. 1. Pristipoma argyreum Gthr. $^3/_4$ nat. Gr.

Das Verhältnis von Kopflänge : Rumpflänge : Schwanzlänge ist bei den Exemplaren

I. 3,4 : 4,1 : 6,0 cm,
II. 3,3 : 4,0 : 6,7 cm.

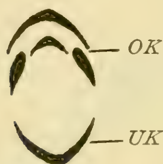
Die Kopflängen verhalten sich zu den Körperlängen und zur Körperhöhe bei

I. 3,4 : 11,0 : 3,2 cm,
II. 3,3 : 11,0 : 3,1 cm.

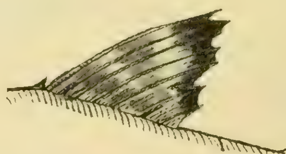
Die Bartfäden reichen zurückgeschlagen bis zum Rand des hinteren Kiemendeckels, doch ist es möglich, daß ein kleines Stück abgerissen wurde.

Die Schuppen sind fein gezähnt ktenoid; die der Seitenlinie mit wurzelähnlicher Verzweigung der Seitenlinienkanäle. Die zweite Dorsale, die Schwanz- und Afterflosse sind schwach beschuppt. Die beiden Kiefer, sowie Palatinum und Vomer sind mit stumpf kegelförmigen Zähnen besetzt. Textfig. 2 gibt die Anordnung der Zähne wieder in natürlicher Größe[1]).

Besonders betonen möchte ich, daß die Exemplare nur drei Branchiostegalstrahlen besitzen, wie ich mich durch Präparation unter gütiger Hilfe von Herrn Dr. P. PAPPENHEIM (Berlin) überzeugte. Nun sollen nach GÜNTHER, DAY und anderen Autoren die Mullidae vier Branchiostegalstrahlen besitzen.



Textfig. 2. Upeneoides sulphureus Gthr. Anordnung der Zähne im Oberkiefer (*OK*) [Intermaxillare Vomer und Palatinum] und im Unterkiefer (*UK*) in nat. Gr.



Textfig. 3. Upenoides sulphureus. Rückenflosse mit dem rudimentären ersten Strahl und der typischen schwarzen Spitze. Nat. Gr.

Wir prüften daraufhin die ganz typischen Exemplare Mullus surmuletus und Mullus barbatus und fanden auch nur drei Branchiostegalstrahlen. Es beruht somit die Angabe der Zahl vier auf Irrtum.

Die Alkoholexemplare zeigen folgende Färbung. Der Rücken leicht bräunlich, der Bauch weißlich; der Kopf zeigt schönen Silberglanz. Die Rückenflosse (Textfig. 3) hat die typische schwarze Spitze und zwei dunklere Querbänder, die im Leben aber (laut BLEEKERS farbiger Abbildung) dunkel orangefarbig waren.

Fundort. Mündungsgebiet des Tami.

---

1) In den Figuren habe ich der Einfachheit wegen die Bezeichnung „Oberkiefer“ (*Ok*) für Intermaxillar-, Vomer- und Palatinzähne zusammen gebraucht. Die Bezeichnung Unterkiefer (*Uk*) gilt für das Dentale.

3. Glasbezeichnung: L. SCHULTZE, Nr. 149, 150. Mündungsgebiet des Tami.

Familie: Sciaenidae Cuv.

Gattung: Corvina Cuv.

Corvina papuensis Hase n. sp.

$D._1$ 10/0, $D._2$ 1/28; C. 20; A. 2/8; P. 17; V. 1/5. Sq. 45 bis 48, $\frac{4/5}{9/10}$. Rad. branch. VI. App. pyl. 7.

Es liegen vier Exemplare vor, deren Maße ich unten angebe (cm):

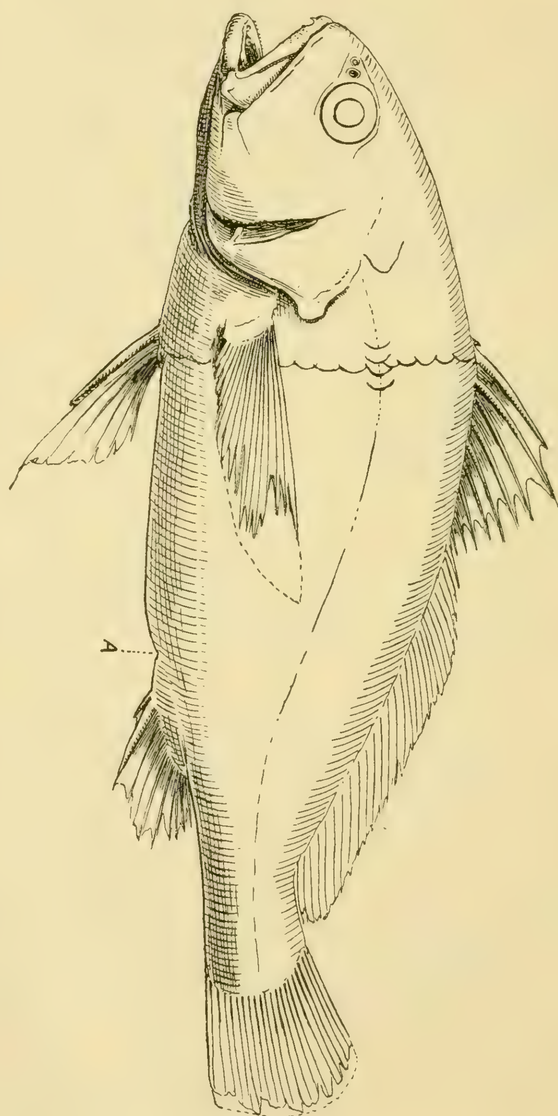
	I	II	III	IV
Kopf : Rumpf : Schwanz	4,5 : 6,0 : 9,3	4,9 : 5,8 : 8,0	4,5 : 5,6 : 8,0	4,3 : 5,0 : 7,9
Kopflänge	4,5	4,9	4,5	4,3
Körperlänge	16,5	16,0	15,0	14,0
Totallänge	19,0	18,3	18,5	17,2
Körperhöhe	4,7	5,1	4,7	4,2
Schnauzenlänge . . .	1,5	1,4	1,3	1,2
Augendurchmesser . .	1,0	1,1	1,1	1,0
Nasenlöcherabstand .	0,3	0,3	0,3	0,2

Die Kopflänge ist etwa gleich der Körperhöhe und geht etwa dreimal in die Körperlänge (ohne die Schwanzflosse). Die Schnauzenlänge übertrifft den Augendurchmesser etwa um die Hälfte.

Der Körper ist länglich, der Kopf nach der Schnauze zu in sanftem Bogen gerundet. Die Kiefer sind von gleicher Länge, das Maul weit und etwas schräg nach unten liegend. Der Oberkiefer ist nur wenig (etwa 2 mm) vorstülpbar. Das Auge ist groß und der Augenabstand ca. $1\,{}^1/_2$ mal dem Augendurchmesser. Die Nasenlöcher sind klein und liegen in einer Horizontale parallel zur Längsachse. Der Präoperkulardeckel ist schwach gezähnt. Der Postoperkulardeckel ist mit einem Hautsaum behaftet, der an der am weitesten rückwärts liegenden Stelle einen kleinen Lappen bildet.

Die **Bezahnung** ist nicht übermäßig kräftig. Vomer und Palatinum sind ohne Zähne. Intermaxillare und Dentale sind nicht durchgehend bezahnt (Textfig. 5). In beiden Kiefern finden sich sehr kleine bürstenförmige und je eine Reihe etwas größerer Zähne (etwa 1 mm). Letztere sind konisch und schwach nach hinten gebogen.

Die Flossen. Der erste Strahl der ersten Dorsalflosse ist sehr klein und kann leicht übersehen werden. Der zweite Strahl derselben Flosse ist nicht der längste. Recht kurz ist auch der



Textfig. 4. Corvina papuensis n. sp. Hase. Skizze des Tieres in $^3/_4$ nat. Gr. Die Beschuppung wurde nur in einer Reihe angedeutet. *A* Lage des Afters.

erste Strahl der Analflosse. Der zweite Strahl der Analflosse ist etwa viermal länger als ihr erster. Der zweite Strahl der Bauchflossen läuft in einen kurzen Faden aus. Die erste und zweite

Dorsalflosse gehen mit einer ganz schwachen und niedrigen Hautbrücke ineinander über.

Die Schuppen sind groß und regelmäßig gelagert. Alle Flossen mit Ausnahme der ersten Dorsale sind beschuppt, auch ist eine Schuppenscheide für diese Flossen vorhanden. Die Schuppen der Seitenlinie zeigen eine wurzelförmige Verzweigung der Kanäle. Kopf und Wangen sowie Operkularapparat sind beschuppt. Die Seitenlinie selbst verläuft in doppeltem (**S**-förmigen) Bogen zur Mitte der Schwanzflosse (Textfig. 4). Appendices pyloricae fand ich sieben, und zwar auf einer Seite drei, auf der anderen vier liegend.

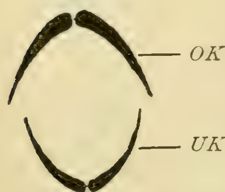
Die Schwimmblase ist hammerförmig mit Anhängen an dem Vorderende. Diese Anhänge sind paarig und laufen in vier Äste jederseits, die zwei mittelsten sind an der Spitze gespalten.



Textfig. 6. Corvina papuensis n. sp. Schwimmblase in der Dorsalansicht mit den vorderen Anhängen. $^{5}/_{6}$ nat. Gr.

Branchiostegalstrahlen sind sieben vorhanden.

An der Symphyse des Unterkiefers findet sich ein kleiner Knoten und rechts und links davon je zwei Gruben von etwa 1 mm im Durchmesser.



Textfig. 5. Corvina papuensis n. sp. Anordnung der Zähne im Ober- (*OK*) und Unterkiefer (*UK*) in nat. Gr.

Farbe. Die Exemplare des Alkohols zeigen starken Silberglanz über den ganzen Körper, am lebhaftesten am Kopf. Der Rücken ist dunkel (bräunlichgelb), der Bauch weiß. Die erste Dorsalflosse ist bis auf die silberglänzenden Strahlen schwärzlich, ebenso wie der vordere Teil der zweiten Dorsale.

Die Innenseite der Pectorale ist dunkelbraun und in der Achselhöhle findet sich ein gleichgefärbter Fleck.

Fundort. Im Mündungsgebiet des Tami.

Diese neue Spezies steht der Sciaena axillaris Day = Corvina axillaris Gthr. nahe, unterscheidet sich aber von ihr unter anderem durch die gröbere Beschuppung, die Zahl der Blinddarmanhänge und die Zahl der Kiemenhautstrahlen. Nach den Tabellen von Günther müßte unsere Spezies zur Gattung Pachyurus gerechnet werden, da er für Corvina angibt, sie habe keine schuppigen

Flossen. Dies beruht auf Irrtum. Die Typenexemplare des Berliner Museums von Corvina, die nach GÜNTHER schuppenlose Flossen haben sollen, sind schuppig. Wie das Versehen GÜNTHERS zustande gekommen, weiß ich nicht. Am besten ist wohl die ganze Gattung Pachyurus einzuziehen.

4. Glasbezeichnung: L. SCHULTZE, Nr. 33. Schlammufer des Tami, Neu Guinea.

Familie: **Gobiidae Cuv.**

Gattung: **Boleophthalmus Cuv. u. Val.**

Boleophthalmus novae guineae Hase n. sp.

$D._1$ 5, $D._2$ 25; C. 22; A. 25; P. 19; V. (6+6) verwachsen. Rad. branch. V.

Es liegen fünf Exemplare vor, deren Maße die folgende Tabelle zeigt (in Zentimeter):

	I	II	III, IV u. V
Kopf : Rumpf : Schwanz .	2,0 : 3,0 : 10,0	1,5 : 2,0 : 6,0	1,3 : 2,0 : 5,8
Kopflänge	2,0	1,5	1,3
Körperlänge	10,5	6,6	6,3—6,1
Totallänge	15,0	9,5	9,1—8,5
Körperhöhe	1,2	0,8	0,8
Schnauzenlänge	0,5	0,4	0,3
Augendurchmesser . . .	0,3	0,2	0,2

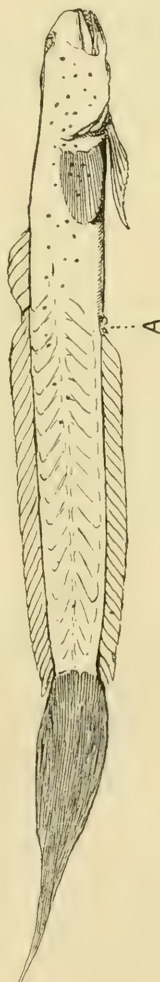
Die Exemplare III, IV und V zeigen so geringe Unterschiede in den Maßen, daß ich sie zusammenfaßte.

Die Körperhöhe geht $12^1/_2$ mal in die Körperlänge, $7^1/_2$ mal in die Totallänge (inkl. Schwanzflosse).

Die Augen stehen ganz eng aneinander, der untere Rand bildet einen dicken Wulst. Bei seitlichem Druck treten die Augen aus den Höhlen hervor. Die Zähne sind spitz-konisch; die des Oberkiefers stehen senkrecht, und zwar sind jederseits etwa acht vorhanden. Die sechs median gelegenen sind am größten. Im Unterkiefer stehen hinter der Symphyse zwei große Zähne vertikal; die übrigen Zähne (jederseits etwa 13) stehen horizontal (s. Textfig. 7). Die Zähne sind gelblich, stark lichtbrechend und glänzend.

Der Oberkiefer hat eine doppelte Lippe. Die untere von beiden zeigt nichts Besonderes, aber die obere hängt ziemlich weit über und bildet jederseits einen kleinen zipfelartigen Lappen,

Die Vertikalflossen sind etwa von halber Körperhöhe; die erste und zweite Dorsale hängen mit einer Hautmembran zusammen, aber nicht die Schwanzflosse mit der Dorsal- und Afterflosse, obwohl beide sehr nahe an die Kaudale herantreten. Letztere ist lanzettförmig und in eine Spitze ausgezogen (s. Textfig. 8).



Textfig. 8. Boleophthalmus novae guinea n. sp. Hase. $^5/_6$ nat. Gr.

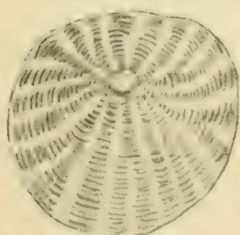
Die Brustflossen sind gerundet, die Bauchflossen zu einer Scheibe verwachsen. Die Ausdehnung der Rücken- und Afterflossen gibt die Textfig. 8 wieder.



Textfig. 7. Boleophthalmus novae guinea n. sp. Hase. Anordnung der Zähne im Ober- (*OK*) und Unterkiefer (*UK*) in $1^1/_2$ nat. Gr.

Die Schuppen sind rudimentär und nur nach Abkratzen der Epidermis mit der Lupe zu sehen. Der Form nach sind sie cykloid. Ihre Größe ist etwa $^1/_5$ mm. Sehr deutlich sind die Radiärfurchen ausgebildet (Textfig. 9).

Die Kiemenöffnung ist ziemlich eng, die Kiemenhöhle selbst geräumig. Eine Pseudobranchie ist vorhanden. Sehr deutlich treten die Muskelsegmente hervor, besonders am Schwanz auch ohne jede Präparation. Vom After bis zur Schwanzflosse kann man deren 16 zählen, am ganzen Körper etwa 20.


Textfig. 9. Boleophthalmus novae guinea n. sp. Schuppe aus der Nähe der Pektoralflosse in etwa 70facher Vergrößerung.

Die Analpapille ragt deutlich hervor.

Die Farbe der Alkoholexemplare ist grau mit braunem Unterton am Rücken und weißlich am Bauch.

Die graue Tönung, glaube ich, rührt nur von der Alkoholkonservierung her. Die Kopfseiten besonders, aber auch die Seiten des Körpers sind mit schwarzen Punkten überstreut, die auf den Kiemendeckeln am dichtesten stehen. Die Flossen sind gelblich getönt, keinesfalls so markant gefärbt wie z. B. bei B. dentatus.

Diese von mir als neu beschriebene Art unterscheidet sich von den bisher bekannten einmal durch die Form der Rückenflossen und die Zahl der Flossenstrahlen überhaupt. Ferner sind in der Bezahnung Abweichungen. Auffallend klein sind die Augen dieser Spezies. Am nächsten steht sie dem B. glaucus Day, zeigt aber diesem gegenüber u. a. eine noch weitergehende Reduktion der Beschuppung, wodurch sie auch von den übrigen Boleophthalmus-Arten unterschieden ist. Eine ausgeprägte äußerlich, gut sichtbare Seitenlinie fehlt, wenn man nicht die, Linie welche durch die mittlere Knickung der Muskelsegmente gebildet wird, dafür ansprechen will.

Anatomisch sehr interessant ist sicher der Mechanismus der Augenbewegung. Bei den konservierten Tieren liegen dieselben tief in den Höhlen und sind nicht „very prominent", wie die Diagnosen angeben. Es könnte leicht eine Verwechslung mit Apocryptes, einer nahe stehenden Gattung, eintreten. Bei seitlichem Druck treten am toten Tiere die Augen weit „very prominent" hervor. Cuvier und Valenciennes geben an, daß das Tier die Augen nach Belieben hervortreten läßt und zurückzieht. Wir haben wohl hier eine Anpassung an das jeweilige Leben auf dem Schlamme zu erblicken, wenn man diese Verhältnisse bei Periophthalmus berücksichtigt, wo die Augen ständig hervortreten.

Anatomisch, physiologisch und auch biologisch eine sehr interessante Reihe in bezug auf das Verhalten der Augenmuskulaturen, der Bewegungsmöglichkeiten und der Sehfähigkeit wären die Gattungen Apocryptes, Sicydium, Boleophthalmus und Periophthalmus. Diese Formen leben alle in der Gezeiten- resp. Brandungszone, auf Schlammbänken und im Trockenen, und zwar derart, daß Periophthalmus die höchste Landanpassung zeigt. Es lassen sich sicher Übergänge feststellen von den noch in den Höhlen festsitzenden Augen der erstgenannten Gattungen zu Boleophthalmus hin, der seine Augen beliebig aus den Höhlen heraus verlagern kann, bis zu Periophthalmus, bei welchem sie — als höchste Stufe — ständig außerhalb der Höhlen festgeheftet sind.

Fundort und Vorkommen. Schlammufer des Tami. Die übrigen Boleophthalmus-Arten sind im Archipel weitverbreitet. Weber (1908) zählt von Neu Guinea auf: B. dentatus C. V.; sculptus Gthr.; viridis Ham. Buch. Alle diese Arten kommen in Brackwasser, an Flußmündungen auch im Süßwasser vor und leben gern (ähnlich den Periophthalmus-Arten) auf Schlammbänken.

5. Glasbezeichnung: L. SCHULTZE, Nr. 34. Tami, April 1910.

Familie: **Gobiidae Cuv.**

Gattung: **Eleotris Gronovius.**

Eleotris Herwerdenii M. Web. n. sp.

$D._1$ 6/0; $D._2$ 1/8; C. 20; A. 8; P. 16; V. 5. Sq. 55—60 vom Operkularrand bis zur Schwanzflosse; 15—18 vom Beginn der zweiten Dorsalflosse zur Afterflosse. Rad. branch. V.?

Es liegen fünf Exemplare vor von 8,0, 4,0 (zwei Stück), 3,4 und 3,2 cm. Zweifelsohne handelt es sich um Jungfische, die von den Charakteren von E. gyrinoides stärker und auch von E. Herwerdenii etwas abweichen; aber nicht so stark, daß ich mich berechtigt halte, eine neue Spezies aufzustellen, zumal wichtige Merkmale zutreffen. In mancher Hinsicht ähneln die Exemplare der E. canarensis DAY. Erschwert wird die Diagnostizierung dadurch, daß das größte Exemplar sehr schlecht (eingedrückter Kopf usw.) erhalten ist. Wer je mit der Bestimmung der sehr zahlreichen Eleotrisarten zu tun hatte und außerdem auf die BLEEKERschen Diagnosen angewiesen war, der wird mir diese Unsicherheit nicht übelnehmen. Namentlich bei den Jungfischen dieser Gruppe, die ja meist nicht bekannt, oder, was noch schlimmer, unter anderen Namen gehen, ist ein Zutreffen aller Merkmale kaum zu erwarten.

WEBER (1913) stellt E. Herwerdenii zur Gruppe, die im Indisch-Australischen Archipel durch E. gyrinoides BLEEKER vertreten ist und ich schließe mich ihm an. Auch meine Exemplare zeigen Merkmale, die auf E. gyrinoides hinführen. Größere Sicherheit wäre wohl zu erzielen, wenn Notizen über die Färbung der lebenden Tiere vorgelegen hätten.

Fundort. Tami.

6. Glasbezeichnung. L. SCHULTZE, Nr. 6* und 7*; 6*; 149, 150.

Familie: **Siluridae Cuv.**

Subfamilie: **Siluridae proteropterae Gthr.**

Gruppe: **Ariina Gthr.**

Gattung: **Arius.**

Arius leptaspis Bleeker.

D. 1/7; C. 32; A. 17—18—19; P. 1/10; V. 6.

Es liegen drei Exemplare vor, die folgende Maße zeigen (cm):

	I	II	III
Kopf : Rumpf : Schwanz . .	4,5 : 5,7 : 10,3	3,4 : 4,5 : 8,1	1,8 : 2,5 : 5,3
Kopflänge	4,5	3,4	1,8
Länge der Scheitellinie .	5,7	4,5	2,5
Schnauzenlänge	1,8	1,3	0,7
Totallänge	20,5	16,0	9,6
Körperlänge	15,5	12,7	7,3
Körperhöhe	3,0	2,5	1,4
Dorsaldorn	3,2	2,5	1,8
Pektoraldorn	3,0	2,5	abgebrochen
Intermax. Bartfaden . . .	7,0	5,0	4,0
Vord. mandib. Bartfaden .	3,0	2,3	1,5
Hint. mandib. Bartfaden .	5,2	4,0	2,8
Augenabstand	2,6	2,0	0,9
Augendurchmesser . . .	0,7	0,6	0,3

Die Anordnung der Zähne, die für die Unterscheidung der Spezies so überaus wichtig ist, gibt die Textfig. 10 wieder.

Die Farbe der Alkoholexemplare ist: Oberseite und Rücken bräunlich, ebenso die Oberseite der Pektoral- und Ventralflossen. Die Rückenflossen zeigen einen helleren Anflug, ebenso die beiden anderen Vertikalflossen. Bauch weißlich und gelblich. Die Seiten sind schwach silberglänzend. Am stärksten ist der Silberglanz über und hinter der Pektoralflosse und an den Kopfseiten von den Augen an nach unten hin.



Textfig. 10. Arius leptaspis Bleeker. Anordnung der Zähne im Oberkiefer (*ok*) [Intermaxillare; Vomer; Palatinum] und Unterkiefer (*uk*). Vergr. $^2/_1$.

Vom Rücken her geht die dunklere Färbung allmählich in die weißliche des Bauches über.

Fundort und Vorkommen. Die Exemplare stammen aus dem Sepik (II und III), das größte aus dem Mündungsgebiet des Tami. Weber (1908) gibt an, daß er zwei Exemplare aus dem Fluß Moaif (Nord-Neu Guinea) erhalten von 370 mm Länge.

Bleeker, der die Spezies aufgestellt, gibt als Fundort die Südwestküste von Neu Guinea an. Ferner lagen Weber (1913) Exemplare aus dem Lorentzfluß und (1911) von den Aru-Inseln vor. Derselbe Autor vermutet, daß A. leptaspis auch ins Meer hinabsteige. Nach den Fundorten von L. Schultze findet sich diese Form auch in Brackwasser (= Mündungsgebiet).

7. Glasbezeichnung. L. SCHULTZE, Nr. 90. Sepik. Regenbiwak, Oktober 1910, Neu Guinea.

Familie: **Siluridae Cuv.**

Subfamilie: **Siluridae homaloptera Gthr.**

Gruppe: **Plotosina Gthr.**

Gattung: **Copidoglanis Gthr.**

Copidoglanis Gjellerupi M. Web. n. sp.

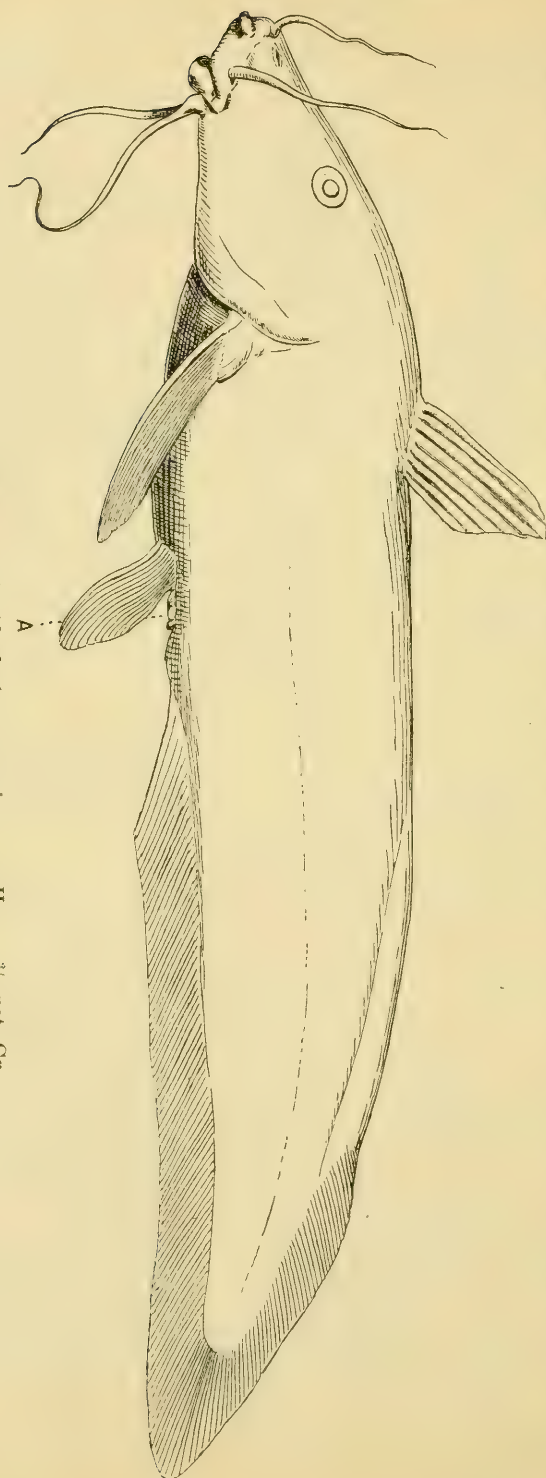
$D_{.1}$ 1/7; $D_{.2}$ Fettflosse; $D_{.2}$ + C. + A. 115; P. 1/12; V. 13.

Es liegt ein Exemplar vor, dessen Maße folgende sind:

	cm
Kopf : Rumpf : Schwanz	5,4 : 4,7 : 16,2
Kopflänge	5,4
Länge der Scheitellinie	5,4
Schnauzenlänge	2,7
Totallänge	26,3
Körperlänge	23,5
Körperhöhe	4,3
Dorsaldorn	2,0
Pektoraldorn	2,0
Nasenfaden	3,0
Intermax. Bartfaden	4,0
Äußerer mandib. Bartfaden	4,7
Innerer mandib. Bartfaden	3,5
Augenabstand	1,7
Augendurchmesser	0,7
Abstand der hinteren Nasenlöcher	0,9
Abstand der vorderen Nasenlöcher	1,4

Der Kopf ist fast so breit wie hoch, die Schnauze ziemlich lang, $3\,^3/_4$ mal dem Augendurchmesser. Die Lippen sind dick wulstig vorstülpbar und mit $^1/_2$ mm großen dichtgedrängten Pupillen besetzt. Das vordere, in eine Röhre ausgezogene Nasenloch sitzt auf der Oberlippe. Das hintere Nasenloch, vor dem ein Faden steht, ist schlitzförmig. Die Scheitellinie verläuft flach abschüssig. Der Augendurchmesser geht $2\,^1/_4$ mal in den Interorbitalraum und $7\,^1/_2$ mal in die Kopflänge.

Der Nasenfaden reicht zurückgeschlagen bis zum Hinterrand des Auges. Der Intermaxillarfaden reicht bis zum Kiemendeckelrand. Der äußere Mandibularfaden reicht bis zum oberen Beginn des Kiemendeckels und der innere nicht ganz bis zur Wurzel der Brustflosse.



Textfig. 11. Copidoglanis papuensis n. sp. Hase. 3/4 nat. Gr.

Die Dornen der Pektoral- und Dorsalflosse sind gleich groß und nicht markant gezähnt.

Die zweite Dorsalflosse ist im vorderen Teil als Fettflosse entwickelt, besser bezeichnet als Fettwulst (s. Textfig. 11). Dieser Wulst beginnt etwas weiter hinten als die Afterflosse und geht ohne besonderen Absatz in den strahligen Teil der zweiten Dorsale über, die ihrerseits wieder mit der Kaudal- (zugespitzt) und der Analflosse einen durchgehenden Saum bildet. Die Muskeln der Afterflossenstrahlen treten bei dem Alkoholexemplar deutlich hervor, ebenso die Segmente des Schwanzes, an dem auch die Seitenlinie deutlich sichtbar ist. Im Vorderkörper ist sie durch die samt-

artige Haut überdeckt. — Die Haut des Kopfes ist, wie schon erwähnt, samtartig gekörnelt, besonders im Vorderteil des Körpers.

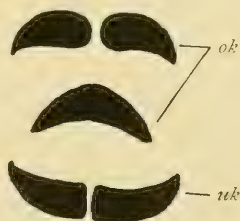
Das Gebiß ist wie bei den anderen Copidoglanisarten, aus konischen und stumpfkonischen (am Vomer) Zähnen zusammengesetzt. Die Anordnung der Zahnplatten gibt Textfig. 12 wieder.

Die Mandibular- und Maxillarklappe ist deutlich entwickelt. Die Zunge ist am Boden der Mundhöhle festgewachsen.

After- und Genitalöffnung sind rosettenförmig und deutlich hervortretend.

Da nur ein Exemplar vorhanden ist, so war eine Präparation nicht möglich.

Diese von mir ebenfalls als neu erkannte, aber von Weber (1913) schon benannte Art ist ganz nahe verwandt mit den von Weber (1908) ebenfalls als neu beschriebenen Formen Copidoglanis novae guinea Web. und C. equinus M. Web. Sie unterscheidet sich von ihnen aber einmal durch die Zahl der Pektoral-, Ventral- und ersten Dorsalstrahlen; ferner dadurch, daß die Flossendornen nicht mit Widerhaken versehen sind. Die Nasenfäden sind, wie auch die übrigen Fäden, kürzer als bei C. novae guinea. Der Fettwulst ist dagegen entschieden ausgedehnter bei dem mir vorliegenden Exemplar.



Textfig. 12. Copidoglanis papuensis n. sp. Anordnung der Zähne im Oberkiefer (*ok*) [Intermaxillare und Vomer] und im Unterkiefer (*uk*). Vergr. $2^1/_2$:1.

Die Farbe des Alkoholexemplares ist oben dunkler; der Bauch, die Kopfunterseite und die Unterseiten der paarigen Flossen sind heller. Dieselben Angaben macht Weber von seinen Typen.

Fundort und Vorkommen. Sepik; im Süßwasser. — Die von Weber (1913) bearbeiteten Spezies stammten ebenfalls aus dem Sepik (= Kaiserin-Augusta-Fluß).

8. Glasbezeichnung: Berliner Museum 2499. L. Schultze, Nr. 6* und 7*, Neu Guinea. Nr. 7*. Fisch aus dem Sepik.

Familie: **Scombresocidae J. Müll.**

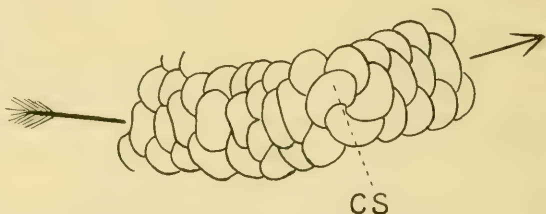
Gattung: **Hemirhamphus Cuv.**

Hemirhamphus Buffonis Günther = Zenarchopterus Buffonis Bleeker.

Obwohl die vorliegende Spezies bereits bekannt und mehrfach beschrieben ist, gebe ich trotzdem noch eine Schilderung

von einigen Merkmalen, über die sich in der Literatur keine oder nur ungenügende Angaben finden. Besonders bei diesen artenreichen Gruppen ist eine Erweiterung der Diagnosen und das Hervorheben von sicheren Kennzeichen dringend nötig, sollen nicht, wie schon so oft geschehen, bekannte Spezies als neu angeführt werden.

Größe. Die Totallänge beträgt 15,3 cm; die Länge des Kopfes 5,5 cm; der Unterschnabel ist bis zum Mundwinkel 3,5 cm, bis zur Spitze des Oberschnabels 2,7 cm. Von der Spitze des Oberschnabels bis zum Beginn der Schwanzflosse mißt das Tier 11,4 cm. Der Nasententakel ist 0,3 cm lang und der Kopf mißt von der Spitze des Oberschnabels bis zum hinteren Operkularrand 2,9 cm.



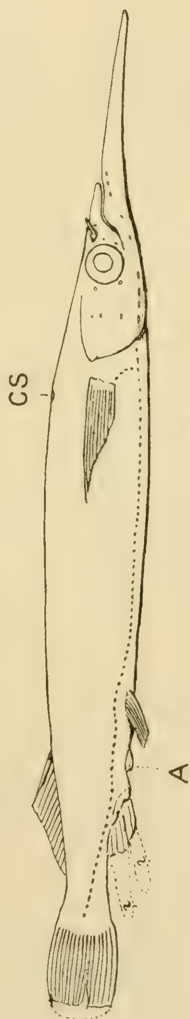
Textfig. 13. Hemirhamphus Buffonis Gthw. Anordnung der Rückenschuppen von der Zeutralschuppe *CS* aus. Die Spitze des Pfeiles gibt die Kopfrichtung an. Vergr. 2 : 1.

Flossenformel. D. 12; C. 16; A.? 10 (erhalten 4—5 Strahlen); P. 9; V. 6.

Die Flossen sind leider teilweise sehr zerstoßen. Die linke Brustflosse fehlt ganz. Die Analflosse zeigt die typischen Umbildungen der Strahlen, die dem Männchen dieser Gattung eigen ist. Im vorliegenden Falle ist sie bedauerlicherweise verletzt, so daß ein sicheres Zählen nicht möglich ist.

Die Beschuppung. Längs der Seitenlinie (Textfig. 14) liegen 70—75 Schuppen. Ganz bestimmte Zahlen lassen sich nicht angeben, da, besonders im pektoralen Teil, die Schuppen ziemlich klein sind und unregelmäßig liegen. In halber Körperhöhe zählte ich 58 – 60 Schuppen. Längs der Rückenlinie vom Kopfende bis zum Beginn der Dorsalflosse liegen 43 gut ausgebildete Cykloidschuppen. Die Schuppen sind in der Brustregion am kleinsten, nach dem Schwanz und Rücken zu werden sie größer und liegen auch regelmäßiger. Dieselbe Beobachtung machte Weber (1908) an der von ihm neu beschriebenen Spezies H. candovittatus aus dem Brackwasser des Meraukeflusses in Holl.-Neu Guinea. Die merkwürdige Deckung der Schuppen bedarf noch einiger Er-

läuterungen (Textfig. 13). Etwa über der Mitte der Bauchflosse (Textfig. 14 *CS*) befindet sich eine fast völlig freiliegende, d. h. von den Nachbarschuppen nicht überdeckte Schuppe, die ich als Zentralschuppe (*CS*) bezeichne. Von dieser aus ordnen sich die übrigen derart an, daß nach dem Schwanz zu der freie Rand nach hinten und nach dem Kopf zu der freie Rand nach vorn liegt. In der Textfig. 14 ist die Kopfrichtung durch die Pfeilspitze markiert. An den Seiten liegen bei den obersten Reihen von der Zentralschuppe aus die freien Ränder in der Kopfgegend nach vorn und unten, in der Schwanzgegend nach hinten und unten. Je näher man an die Bauchlinie kommt, desto mehr wird die Deckung die gewöhnliche, d. h. die freien Schuppenränder liegen nach hinten. Weber (1908) gibt zu seiner Beschreibung von H. candovittatus zwei Bilder. Auf dem einen ist die oben beschriebene Lagerung der Schuppen auf dem Rücken zwar an gedeutet, aber Weber sagt darüber nichts weiter aus.



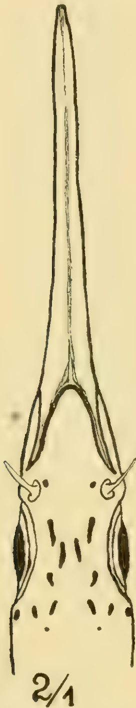
Textfig. 14. Hemirhamphus Buffonis Gthr. Verlauf der Seitenlinie und Verteilung der Öffnungen der Kopfkanäle sind eingezeichnet. $^5/_6$ nat. Gr.

Vom Rücken bis zur Seitenlinie zählte ich sieben bis neun, von da zur Bauchmitte drei Reihen.

Oberschnabel, Kopf und Wangen sind beschuppt; die Flossen dagegen schuppenlos. Am größten und am regelmäßigsten gelagert sind die Schuppen am Rücken und am Schwanzstiel. Je mehr man sich der Seitenlinie nähert, desto kleiner und unregelmäßiger gelagert werden dieselben.

Seitenlinie und Kopfkanäle. Die erstere verläuft tief unten, und zwar vom unteren Rande des Operkulardeckels bis zur Afterflosse. Von da biegt sie sich in sanftem Bogen auf bis zur Mitte der Schwanzflosse. Ein Seitenast verläuft in kurzem Bogen zur unteren Wurzel der Brustflosse.

Ganz typisch ist die Anordnung der Öffnungen der Kopfkanäle. Was ihre Form anbelangt, so ist sie schlitzförmig oder rund. Betrachtet man den Kopf von oben (Textfig. 15), so sind folgende Kanäle (resp. Öffnungen) festzustellen. Dicht vor dem Nasententakel, sowie am weitesten nach rückwärts liegt je eine runde Öffnung. Die übrigen sind schlitzförmig, und zwar finden sich jederseits fünf in ganz typischer Anordnung, so wie sie die Textfigur wiedergibt. Gerade noch sichtbar von oben ist die runde Öffnung, die am oberen Hinterrande des Auges liegt. — Von der Seite betrachtet sind noch weitere Kanalöffnungen zu bemerken. Am Kiemendeckel befinden sich nach hinten zu drei in einer Vertikale und am Unterrande vier in einer Horizontale liegende Öffnungen; am Augenhinterrande sind zwei und am Vorderrande ebenfalls zwei zu finden. (Die postorbitale obere ist, wie schon hervorgehoben, auch von oben sichtbar.) Von der Mundspalte aus liegen an dem Oberrande des Unterschnabels noch insgesamt fünf Öffnungen.



Textfig. 15. Hemirhamphus Buffonis Gthr. Ansicht des Kopfes von oben mit der Lagerung der Öffnungen der Kopfkanäle. Vergr. 2 : 1.

Nach Zahl und Anordnung dieser Kanalöffnungen die Spezies zu trennen, scheint mir viel sicherer zu sein, als nach den Verhältnissen der Körperlänge zur Schnabellänge usw. — Über die physiologische Bedeutung der Organe kann man nur Vermutungen aussprechen; es sind wahrscheinlich Organöffnungen, die ähnlich der Seitenlinie funktionieren. Durch Sondierung mit feinen Roßhaaren konnte ich feststellen, daß von den Öffnungen aus Kanäle unter der Haut entlang ziehen. Ein genaues Feststellen des Verlaufes ist nicht möglich ohne Präparation des Tieres, und diese konnte nicht ausgeführt werden, weil nur ein Exemplar vorlag.

Farbe des Alkoholexemplares. Oberseite des Kopfes schwärzlich, Unterseite weißlich. Wangen und Kiemendeckel silberglänzend, Rücken und Bauch braungelb. Längs des Rückens zieht sich ein dunkler Streifen, der aber ziemlich verblaßt ist. Ein silbernes Band zieht in halber Körperhöhe entlang. Nach oben wird es durch eine im Schwanzteil besonders deutliche schwarze

Linie begrenzt. Nach unten zu ist es im Schwanzteil auch deutlich abgesetzt, während es im Vorderkörper mehr verwaschen nach unten ausläuft. Bauch-, Brust-, Afterflossen weißlich. Rücken- und Schwanzflosse grau getönt. Die äußersten Strahlen der Schwanzflosse sind schwärzlich, auch zeigt letztere einen schwarzen Fleck im Hinterteil. Analgegend weißlichgelb.

Fundort. Aus dem Sepik (Kaiserin-Augusta-Fluß). Dieselbe Spezies wurde von LAUTERBACH im Ramu (Neu Guinea) gesammelt. Sie ist im Indisch-Australischen Archipel weitverbreitet und geht, wie WEBER (1895, 1913) angibt, auch an anderen Lokalitäten hoch in die Flüsse hinauf bis zur Süßwasserzone.

Hieran anschließend gebe ich noch die Abbildung und die Beschreibung der eingangs erwähnten Fragmente wieder. Es war leider nicht möglich, näher als die Gattung zu bestimmen.

In der zugehörigen Abbildung versuchte ich die Brustflossen zu rekonstruieren. Die mit doppeltem ?? versehene Flossengrenze ist die unwahrscheinlichere.

9. Glasbezeichnung: L. SCHULTZE, ohne Nr. Kopf und Flossen eines großen Fisches aus dem Sepik.

Familie: **Percidae Cuv.**

Gattung: **Lutjanus Bloch. = Diacope und Mesoprion Cuv. und Val. = Diacope Gthr.**

Gattung: **Diacope Gthr.**

Diacope Gthr. sp.?

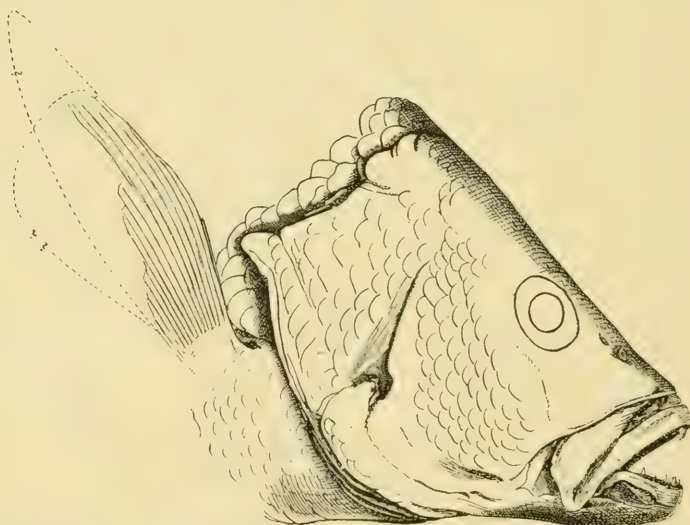
Es liegen leider nur Fragmente vor, die nicht näher als bis zur Gattung zu bestimmen sind, zumal die Gattung selbst sehr artenreich ist und diese sich meist durch Farbenunterschiede und Beschuppungszahlen unterscheiden. Ich gebe trotzdem die Abbildung des Kopfes wieder, damit nachfolgende Autoren einen Anhalt haben, von welcher Spezies mir ein Fragment vorgelegen hat.

D. 10/15; C. 18; A. 3/9; P. 16. Ventralflossen fehlen. Rad. branch. VII.

Der Kopf zeigt folgende Maße in Zentimeter

Kopflänge	15,5
Kopfbreite	7,0
Schnauzenlänge	5,0
Augendurchmesser	2,8
Augendistanz	3,2
Nasenlochdistanz	0,5

Der Kopf ist an den Seiten beschuppt, Stirn und Schnauze sind nackt. Das Präoperkulum ist fein gesägt mit der für diese



Textfig. 16. Lutjanus Bloch sp.? = Diacope Gthr. sp.? Kopf eines großen Tieres mit den noch ansitzenden Brustflossen. $^1/_3$ nat. Gr.

Gattung typischen Grube und Knopf. Der Kiemendeckel ist ohne Dorn. Das Maul steht etwas schräg nach unten.

Intermaxillare und Dentale sind mit großen Hundszähnen und außerdem mit kleinen konischen Zähnen besetzt; letztere Zahnart tragen auch Palatinum und Vomer. Rücken, After und Schwanzflosse sind schuppig, letztere ist schwach ausgeschnitten.

Die Farbe der Fragmente ist braun; der Kopf an den Seiten mit Silberglanz.

Nach Vergleich mit Vertretern derselben Gattung des Berliner Museums hatte der Fisch eine Größe von 70—80 cm — ein Maß, welches z. B. Lutjanus argentimaculatus Day. erreicht und dem das vorliegende Fragment auch ähnlich sieht.

Fundort und Vorkommen. Im Sepik. Süßwasser. Die Vertreter dieser Gattung kommen im Indisch-Pacifischen Archipel viel vor und steigen auch in die Flüsse auf.

Literatur.

Betreffend die Literatur verweise ich auf

WEBER, M., Süßwasserfische von Neu Guinea. In Nova Guinea, Vol. V, Zoologie, Lief. 2, LEIDEN 1908 und Vol. IX, Zoologie, Lief. 4, LEIDEN 1913.

WEBER, M., Die Fische der Siboga-Expedition. Siboga Expeditie, Vol. LVII, LEIDEN 1913, in der sich sehr ausführliche Literaturzitate finden.

Ferner wurden benutzt:

DAY, FR., The fishes of India, London 1876.

Ders., Fishes. In The Fauna of British India, Vol. I, London 1889.

GÜNTHER, A., Kataloge der Fische des Brit. Mus.

Ders., A., A. GARETTS Fische der Südsee, Hamburg 1910.

JORDAN, D. S. u. SEALE, A., The Fishes of Samoa, Washington 1906.

SCHULTZE, LEONH., Deutsche Grenzexpedition in das Kaiser-Wilhelms-Land (Neu Guinea), Mitt. der Gesellschaft f. Erdkunde zu Leipzig 1911.

Die Zeichnungen sind sämtlich Originale. Die Textfiguren 1, 3, 4, 6, 8, 11, 13, 14, 16 hat Herr Herm. Giltsch (Jena), die anderen habe ich selbst gezeichnet.

Jena und Berlin, den 1. Oktober 1913.

Ernst Haeckel und die Biologie.

Festrede zur Feier von Ernst Haeckels 80. Geburtstag (16. Februar 1914)

in der Aula der Universität bei Gelegenheit der Sitzung der medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft in Jena am 13. Februar 1914

gehalten von

Professor Dr. med. **Friedrich Maurer,**
Direktor der anatomischen Anstalt in Jena.

Hochgeehrte Damen und Herren!

Wenn man über Ernst Haeckel sprechen will, so hat man es einerseits sehr leicht: Man kann so recht aus dem Vollen schöpfen. Man tut es mit Freuden, denn eine Wissenschaft, die ihre großen Männer ehrt, ehrt sich selbst. Es gibt kaum einen Gelehrten, der in seiner ganzen Wirksamkeit sich so offen ausgesprochen hat und für Alles, was er sagte, mit seiner ganzen Persönlichkeit so rückhaltlos eingetreten ist, ja sich so vollkommen preisgegeben hat wie Ernst Haeckel. Er ist niemals vor den letzten Konsequenzen einer Auffassung, von deren Richtigkeit er überzeugt war, zurückgeschreckt. Und er hat seine Überzeugung nicht leicht gewonnen. Sie ist das Resultat einer so ernsten und tiefen Lebensarbeit, wie sie von Wenigen geleistet worden ist. Dabei muß besonders betont werden, daß er auch Sorge getragen hat, daß die Basis, von der er aufbaute, eine ungewöhnlich breite gewesen ist, denn er beherrscht ein ganz enormes Wissensgebiet.

Andererseits ist es sehr schwer über Ernst Haeckel zu sprechen, weil schon so unendlich Vieles und Mannigfaltiges von den verschiedensten Leuten, Fachgenossen und Laien, über Haeckel gesagt und gedruckt worden ist. Das ist verständlich aus der so mannigfachen Nutzanwendung, die Haeckel sich nicht gescheut hat nach allen Richtungen hin aus seinen durch unermüdliche Arbeit gewonnenen Ansichten zu ziehen. So haben viele Vertreter der verschiedensten Fächer und Lebensstellungen ihre Ansichten über Haeckel ausgesprochen, darunter viele solche, welche über die Motive nnd Grundlagen von Haeckels Lehren gar nicht orientiert sind und sich deshalb kein Urteil erlauben dürften.

Wenn ich hier als Vertreter der Anatomie, vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte über Haeckel etwas sagen möchte, so werde ich mich im wesentlichen auf seine wissenschaftliche Tätigkeit beschränken.

Die Jugend Haeckels, speziell der Beginn seines Studiums fiel in eine gerade für die Behandlung biologischer Probleme ungemein glückliche Zeit. Die Zellenlehre war durch Heinrich von Mohl, Schwann und Schleiden (1838) ausgebaut und damit der Grund der wissenschaftlichen Biologie gelegt. Eine große Zahl bedeutender Forscher hatte ein enormes Material von Tatsachen erforscht und dargelegt. Es sind hier besonders zu nennen Meckel, Rathke, v. Siebold, Stannius, Johannes Müller, Franz Leydig. Von ihnen waren besonders die Wirbeltiere systematisch untersucht worden. Man erkannte den einheitlichen Plan im Aufbau dieser höchsten Organismengruppe, doch brachte man sie nicht in nähere Beziehung zueinander. Der Gedanke einer Abstammungslehre war zwar schon ausgesprochen worden, aber man wußte nicht auf welche Weise bei dem einheitlichen Plan die verschiedenen Arten entstanden waren. Die Vorstellung besonderer Schöpfungsakte für die verschiedenen Formen war noch nicht mit wissenschaftlichen Gründen widerlegt. Das war um die Mitte des vorigen Jahrhunderts.

Haeckel, der schon als Schüler ein glühendes Interesse für die lebendige Natur hatte, erhielt seinen ersten Unterricht als Student bei den führenden Männern jener Zeit, und gerade diese Persönlichkeiten regten in ihm Auffassungen an, die seine spätere Arbeit beherrscht haben.

Im Jahre 1852 begann Haeckel sein Studium in Würzburg, wo er zuerst bei Leydig die Gewebelehre, bei Kölliker die Entwicklungsgeschichte hörte. Diese beiden Männer sind in ihren Arbeiten Vorbilder einer sorgfältigen Detailuntersuchung. Ehe man das Recht hat Spekulationen und Theorien aufzustellen, hat man sich mit dem Tatsachenmaterial eingehend bekannt zu machen. Leydig war unermüdlich im sorgfältigen Untersuchen. In seinen zahlreichen Arbeiten hat er fast nur Verhältnisse behandelt, die er selbst aufs Eingehendste untersucht hat. Er war dabei einer der feinsinnigsten Forscher. Ebenso bringen die Arbeiten Köllikers eine Fülle von Tatsachen, wobei das Bestreben einer logischen Verknüpfung überall hervortritt. Wie richtig Haeckel diesen seinen Lehrer verstanden hat, ergibt sich für mich aus einer Unterhaltung mit Kölliker, die ich mit ihm in seinem 86sten

Lebensjahre hatte, bei Gelegenheit seines letzten Besuches in Jena. Er äußerte damals, daß wohl ein jeder Naturforscher, der sich mit Entwicklungsgeschichte und vergleichender Anatomie beschäftige, zu den gleichen wissenschaftlichen — und Lebensanschauungen kommen müsse wie HAECKEL. Als HAECKEL im zweiten Semester studierte, erzählte ihm ein Kommilitone so begeistert von VIRCHOW, der als junger Dozent in Berlin Vorlesungen hielt, daß er im dritten Semester dorthin ging, um VIRCHOW zu hören. Dieser fesselte ihn sofort im höchsten Grade insbesondere deshalb, weil er schon hervorhob, daß im menschlichen Organismus eine Einheit von Körper und Geist bestehe. Er hatte dies in einer Abhandlung: „Die Einheitsbestrebungen in der wissenschaftlichen Medizin 1849“ ausgesprochen. Er vertrat damals übereinstimmend mit MOLESCHOTT, CARL VOGT und LUDWIG BÜCHNER den empirischen Rationalismus und Materialismus gegen dem herrschenden Vitalismus und Mystizismus. Das hat nicht bloß HAECKEL stets hervorgehoben, sondern es ist auch von GEGENBAUR immer betont worden. GEGENBUAR erklärte sogar, ich erinnere mich dessen aus vielen Gesprächen mit ihm, VIRCHOW hätte den Gedanken der Deszendenzlehre aussprechen und begründen müssen, denn in seiner Lehrweise habe er ihn, als GEGENBAUR sein Schüler war, stets vertreten.

VIRCHOW hat später, nachdem dieser Gedanke von andern begründet war, das Interesse daran verloren und ist dann ein entschiedener Gegner der DARWINschen Lehre geworden. Das Bestreben den Menschen mit Tieren zu vergleichen war ihm unsympathisch. Am schärfsten trat er gegen die Deszendenzlehre auf in München bei Gelegenheit der Naturforscherversammlung im Jahre 1877. HAECKEL erwiderte ihm damals mit seiner bekannten Schrift: Freie Wissenschaft und freie Lehre: Impavidi progrediamur!

In Berlin trat HAECKEL auch in Beziehung zu JOHANNES MÜLLER, dem Begründer der wissenschaftlichen vergleichenden Anatomie. Dieser hat bei einer eingehenden Detailforschung stets die auffallende Übereinstimmung im Grundplan des Aufbaues der Wirbeltiere hervorgehoben. Seine beiden großen Werke, über die Vergleichende Anatomie der Myxinoiden und über den Bau und die Grenzen der Ganoiden bilden die Grundlage der wissenschaftlichen vergleichenden Anatomie. HAECKEL hat an verschiedenen Stellen seine Beziehungen zu JOHANNES MÜLLER geschildert. Besonders charakteristisch ist, daß man erkennt, wie intensiv MÜLLER darüber gegrübelt hat, eine Erklärung für die Einheitlichkeit im Bauplan der Wirbeltiere zu finden. Es gelang

ihm nicht und ein tragisches Geschick hat ihn das Erscheinen des Darwinschen Buches über die Entstehung der Arten nicht mehr erleben lassen. Er schied 1858 aus dem Leben, 1859 erschien das erwähnte Werk Darwins.

Unter Johannes Müllers Führung reiste Haeckel 1854 nach Helgoland, wo er zum ersten Male das Meer sah und die Grundlage zu seinen späteren Radiolarien- und Spongienarbeiten legte.

Der Gedanke einer Entwicklung, einer Stammesgeschichte war schon vielfach ausgesprochen worden. Besonders hinsichtlich des Menschen, der den höchststehenden Säugetieren angeschlossen wurde. Ich brauche nur die Namen: Linné, Cuvier, Goethe, Oken, Lamarck zu nennen. Die Auffassung war aber nicht weiter begründet. Da trat das für die Biologie unserer Zeit bedeutsamste Ereignis ein. Das Darwinsche Werk über die Entstehung der Arten erschien 1859. Es brachte auf einmal eine Reihe von Versuchen, woraus sich ergab, daß die Arten der heute lebenden Pflanzen und Tiere, nicht konstant, sondern variabel sind, und daß durch Divergenz des Charakters aus einer Tierform zuerst viele Varietäten entstehen können, die durch Konstantwerden stärkerer Unterschiede zu verschiedenen Arten werden können. Diese Annahme setzt voraus die Möglichkeit einer Vererbung der körperlichen Merkmale, welche durch die Eltern erworben wurden, d. h. die Vererbung erworbener Eigenschaften. Die Variabilität ist begründet in der Anpassungsfähigkeit der Tiere an veränderte äußere Verhältnisse. Es herrschen also bei der Vermehrung der Organismen Anpassung und Vererbung. Die Kräfte, die in der Natur hierbei wirken, sind der Kampf ums Dasein und die geschlechtliche Zuchtwahl, wodurch zugleich ein Fortschritt, also eine aufsteigende Entwicklung verständlich wird. Am bekanntesten sind die Versuche mit Tauben. Darwin stellt fest, daß die Felsentaube des Himalaya die Stammutter aller domestizierten Taubenarten ist. Eine Konsequenz dieser Auffassung für die Entwicklung der ganzen Tierwelt ist der verwandtschaftliche Zusammenhang aller Formen. Die verschiedenen Tierformen haben sich aus einfachen Urformen entwickelt, sie sind gemeinsamen Ursprungs, das Komplizierte geht immer aus dem Einfacheren hervor.

Haeckel lernte das Darwinsche Buch im Jahre 1863 in Berlin kennen und es wurde richtunggebend für seine ganze Lebens-

arbeit. Es ist nun bezeichnend für HAECKEL, daß er sich nicht begnügte, die DARWINsche Lehre, ich will lieber sagen den darin ausgesprochenen Entwicklungsgedanken, einfach hinzunehmen unter der Vorstellung, es sei damit alles erledigt, sondern er war von der Notwendigkeit überzeugt, diesen Gedanken tiefer und breiter zu begründen und er wählte dazu den einzig richtigen Weg, nämlich den der eigenen Detailuntersuchung, welche Beweise für die Richtigkeit der genannten Lehre oder Widerlegungen bringen mußten. In erster Linie war der Aufbau und die Entwicklungsweise der Organismen, die Morphologie (ein von GOETHE geprägter Ausdruck) zu erforschen. In einer Reihe großer Monographien, die einen staunenswerten Fleiß erkennen lassen, hat HAECKEL diese Arbeit geleistet. Ich nenne die Werke über Radiolarien, von denen HAECKEL 4000 Arten beschrieben hat, ferner über Spongien, Medusen und Siphonophoren. Sie sind zur Ansicht hier aufgelegt. HAECKEL selbst beschränkte sich nicht auf die Untersuchung dieser Gruppen der Wirbellosen in monographischer Bearbeitung. Er hat auch viele andere Formen in kleineren Arbeiten behandelt. Die Wirbeltiere wurden in ebenso eingehender Weise von CARL GEGENBAUR vom gleichen Gesichtspunkt aus untersucht. Hierdurch war für HAECKEL eine große sehr wertvolle Hilfe geboten. Es ist hier der Platz, auf die Beziehungen zwischen HAECKEL und GEGENBAUR einen kurzen Blick zu werfen[1]):

Hatte HAECKEL durch die seither genannten Männer die Grundlage seiner wissenschaftlichen Auffassung gewonnen, so war GEGENBAUR der Mann, der HAECKEL in seine spezielle Bahn führte. Er war ebenso wie HAECKEL von der Richtigkeit der DARWINschen Lehre überzeugt, in dem Sinne, daß die Auffassung des historischen Zusammenhanges der Organismen die einzige Erklärung sei für die so sehr charakteristische Entwicklungsweise der Organismen und den klar zutage liegenden einheitlichen Plan im Aufbau ihres fertig gebildeten Körpers. GEGENBAUR war es, der HAECKEL nicht nur anregte, sich weiterhin dem Aus-

---

1) Ich bemerke hierzu, daß ich selbst 20 Jahre lang als Studierender, Assistent, Prosektor und zuletzt als sein Vertreter in persönlichem wissenschaftlichen Verkehr mit CARL GEGENBAUR gestanden habe und ERNST HAECKEL seit 1883 persönlich kenne, aus seinen Werken aber schon viel länger und mich glücklich schätze ihm bis jetzt stets nahe gestanden zu haben. Diesen beiden Männern verdanke ich im wesentlichen meine wissenschaftliche Ausbildung.

bau dieser Lehre zu widmen, sondern ihm auch den Weg dazu ebnete. Als GEGENBAUR im Jahre 1855 als Nachfolger von OSKAR SCHMIDT nach Jena berufen wurde, las er zunächst Zoologie. Nach dem Tode HUSCHKES 1858 (kurz nach dem 300jährigen Stiftungsfest der Universität Jena) übernahm er dazu noch die Anatomie und vergleichende Anatomie. Im Jahre 1861 veranlaßte er dann HAECKEL sich hier in Jena für das Fach der vergleichenden Anatomie in der medizinischen Fakultät zu habilitieren. 1863 erhielt HAECKEL einen Ruf an die Universität Würzburg. Er lehnte ab, wurde aber hier in Jena zum Ordinarius für Zoologie ernannt und in die philosophische Fakultät übernommen. Hier trat nun HAECKEL sehr bald als der eifrigste Verfechter des Entwicklungsgedankens hervor. Wie ein Jung-Siegfried stellte er sich mitten in den Kampf der Meinungen.

Im täglichen wissenschaftlichen Verkehr mit GEGENBAUR fand HAECKEL Anregung, so wie er GEGENBAUR wiederum die Arbeit erleichterte. Die beiden Männer ergänzten sich in der glücklichsten Weise. Unter dem Eindruck dieses Verkehrs schrieb HAECKEL seine Generelle Morphologie, ein Monumentalwerk, in dem er seine ganze Auffassung von der Entstehung und Ausbildung der lebenden Natur niederlegte. Auch stellte er in klarer Form seine Methode wissenschaftlicher Forschung dar. HAECKEL betrachtet es als Aufgabe des Naturforschers nicht bloß Tatsachen festzustellen. Daß er diesen Teil der Forschung nicht für nebensächlich, sondern für ganz unerläßlich hält, hat er durch seine eigenen Untersuchungen bewiesen. Aber die Tatsachen sind für ihn nur das Material für synthetische Geistesarbeit. Durch Verknüpfung der Tatsachen werden Gesetze erschlossen, die zum Naturverständnis führen. Die Gesetze müssen aber durch die Erfahrung bestätigt werden. Im ersten Bande der generellen Morphologie, den er seinem Freunde CARL GEGENBAUR widmete, führt er seine Auffassung von der Forschungsmethode genau aus. Ferner schildert er den geweblichen und tektonischen Aufbau der Tiere auf Grund der Deszendenztheorie in breiter Darstellung. Im zweiten Band (DARWIN, GOETHE und LAMARCK gewidmet) behandelt er die Entwicklung der Organismen. Dabei gibt er zum ersten Male eine Systematik der Organismen; indem er an die Basis das Reich der Einzelligen, der Protozoen stellt, welche die Grundlage für die sich nach der einen Seite ausbildenden Pflanzen, nach der anderen

Seite sich entwickelnden Tierreihe darstellen. Damit spricht er aus, daß ein grundsätzlicher Unterschied zwischen Tier und Pflanzenreich nicht besteht. Beide sind gemeinsamen Ursprungs.

Haeckel unterscheidet die Entwicklung des Einzelwesens als Ontogenie von der stammesgeschichtlichen Entwicklung der Tierreihe als Stammesgeschichte oder Phylogenie. Überall ein Fortschritt vom Einfachen zum Komplizierten. Die Tatsache, daß jeder Organismus, auch der Mensch, sich aus einer einfachen Zelle entwickelt, wird in ihrer ganzen Tragweite beleuchtet. Zum ersten Male weist Haeckel hier auf die drei parallelen Entwicklungsreihen in der Organismenwelt hin. Das spricht er aus im ersten Kapitel des zweiten Bandes seiner generellen Morphologie, wo er sagt: Das volle Verständnis der Entwicklungsgeschichte gewinnen wir erst durch die Erkenntnis, daß die Stufenleiter des natürlichen Systems mit den parallelen Stufenleitern der individuellen und der paläontologischen Entwicklung in dem engsten mechanischen Kausalnexus steht. Es wird also neben der Ontogenie und Phylogenie die vergleichende Anatomie und Paläontologie herangezogen. Welche ungeheure Wissensgebiete verwendet Haeckel zur Begründung der von ihm als richtig erkannten Lehre.

Wenn man die generelle Morphologie aufmerksam studiert. so fallen einem zwei Momente sofort in die Augen: Erstens Haeckels großer historischer Sinn. Überall zieht er die großen Biologen jener Zeit heran: Goethe, Schleiden, Oken, Mill, Johannes Müller und viele andere, allen gerecht werdend, an jeden einzelnen anknüpfend. Dadurch erhält man ein klares Bild des ganzen Standes des biologischen Wissens jener Zeit. Zweitens erkennt man die große Bedeutung, welche das eingehende Studium der Radiolarien auf Haeckel gehabt hat. Die Vorstellungen von dem Aufbau des Grundplans der Organismen erwuchsen ihm aus der Fülle der Einzelerscheinungen, welche die Betätigung der lebenden Substanz an diesen einzelligen Lebewesen erkennen lassen. Es handelt sich um den Aufbau der zierlichen Kieselsäureskelette, welche diese Zellen sich ausbilden, in ihrer Form so mannigfaltig, daß eine Einteilung nach Kristallsystemen möglich war. Darin war eine Grundlage für die verschiedene Organisation auch der komplizierten Organismen vorgebildet, die uns in der radiären, antimeren und bilateral symmetrischen Form entgegentritt.

Die generelle Morphologie bildet ein wissenschaftliches Fundament. Einzelnes darin bleibt natürlich heute nicht mehr zu recht bestehen (die Infusorien werden z. B. noch zu den Gliedertieren gestellt), aber die Grundanschauungen sind geblieben.

In der Folge hat nun Haeckel durch sein Studium der Schwämme und Hydroiden eine Erkenntnis erlangt, die von großer Tragweite werden sollte. Man wußte schon, daß in der Entwicklung des Individuums ein Stadium auftritt, in welchem der Keim sich zuerst aus zwei, dann aus drei Zellamellen aufbaut. Caspar Friedrich Wolff hatte schon 1759 in seiner Dissertation (Theoria generationis) gefunden, daß das Darmrohr des Hühnchens zuerst als ein Blatt angelegt ist, das dann zu einer Rinne wird, die sich schließlich zum Darmrohr abschließt. Er ist dadurch zum Vorläufer der Keimblättertheorie geworden. Diese wurde erst ausgesprochen von Carl Ernst v. Baer 1827. Baer unterscheidet ein äußeres Keimblatt als Hautschicht, ein mittleres als Fleisch- und Gefäßschicht und ein inneres als Schleimschicht. Als Haeckel im Jahre 1872 auf den kanarischen Inseln Radiolarien und Schwämme studierte, fand sein Begleiter und Schüler Miclucho Macley einen kleinen Schwamm: Olynthus, der, ein 1 mm großes Bläschen bildend, nur aus zwei Zellamellen bestand. Das Innere des Bläschens mündete durch eine einfache Öffnung nach außen. Ein anderer Schüler Haeckels, Kleinenberg (später in Messina, durch seine Neuromuskeltheorie bekannt geworden), studierte damals die Hydroidpolypen, und Haeckel fiel die überraschende Ähnlichkeit der genannten Schwammform mit der Hydra auf Da hatte er zwei einfachste mehrzellige Organismen von ähnlichem Bau, die ihn an die zwei primären Keimblätter der höheren Tiere, auch der Wirbeltiere, erinnerte. Hierdurch wurde, das hat mir Haeckel selbst erzählt, bei ihm der Grund zu seiner Gasträatheorie gelegt. Die einfachste Metazoenform besteht aus einem äußeren und inneren Keimblatt, dem Ekto- und Entoderm. Das Entoderm begrenzt einen Innenraum, die Gastralhöhle (Urdarmhöhle), die durch eine Öffnung, den Urmund (Blastoporus) nach außen mündet. Haeckel nannte diese Form die Magenlarve, Gastrula oder Gasträa. Die Gastrula wird nicht nur von allen höheren Tieren in ihrer individuellen Entwicklung durchlaufen, sie stellt für viele Formen der Cölenteraten den Endzustand ihrer Ausbildung dar. Diese Gasträatheorie, die also besagt, daß bei der Entwicklung der Organismen eine Keimform besteht, die bei niederen Formen den fertigen Zustand darstellt, bei

höheren nur vorübergehend besteht, um sich dann weiter zu komplizieren, ist die wissenschaftliche Grundlage des von HAECKEL weiter ausgebauten biogenetischen Grundgesetzes geworden. Darin wird bekanntlich ausgesprochen, daß die embryonale Entwicklung des Individuums eine kurze Wiederholung der stammesgeschichtlichen Entwicklung der Tierreihe ist. HAECKEL fixierte die ersten Stadien der Entwicklung als Eizelle, Morula oder Maulbeerform, Blastula oder Keimblase und Gastrula. Für die Tunicaten und Wirbeltiere schloß er noch eine Chordula als letztes ungegliedertes Stadium an. In der generellen Morphologie und der Gasträatheorie mit dem biogenetischen Grundgesetz hat HAECKEL das Rüstzeug der biologischen Wissenschaft seiner Zeit geschaffen. Auch seine Gegner müssen sich desselben bedienen. HAECKEL hat damit der Biologie seiner Zeit das Gepräge gegeben.

Betrachtet man nun die ontogenetische Entwicklungsweise der verschiedenen Tierformen genauer, so stimmt nicht alles mit der im biogenetischen Grundgesetz gegebenen Anschauung überein. Es treten Abweichungen auf, die durch verschiedene Momente veranlaßt sind. HAECKEL hat die Entwicklungsvorgänge als palingenetische und cenogenetische unterschieden. Die ersteren sind die durch Vererbung allgemein bestehenden Prozesse, die anderen sind Anpassungen an besondere Verhältnisse. Ein wichtiges Moment ist z. B. der Dotter. Die Entwicklung der Eier spielt sich bekanntlich sehr verschieden ab. Die Eier werden meistens direkt abgelegt und müssen sich ohne Hilfe der Mutter, ohne Ernährungsmöglichkeit entwickeln. Dementsprechend nimmt die Eizelle Nahrungsmaterial in verschiedenem Maße auf: sehr wenig bei Amphioxus, mehr bei Amphibien, noch mehr bei den meisten Fischen und am meisten bei den Vögeln.

Bei Säugetieren und dem Menschen ist der Nahrungsdotter geschwunden, weil die Schleimhaut des mütterlichen Uterus Nahrung bietet. Der Dotter beeinflußt als mechanisches Hindernis (er spielt nur eine passive Rolle) die ersten Entwicklungsvorgänge. Dadurch entstehen sehr verschiedene Formen der Morula, Blastula und Gastrula. Auch die erste Anlage des Herzens wird bei amnioten Wirbeltieren durch den Dotter beeinflußt. Ferner sehen wir eine andere Form der Cenogenese bei manchen Organen, die bei ihrer Entwicklung nicht den Umweg über die ganze Reihe der niederen

Formen macht, sondern sich direkt auf dem kürzesten Wege ausbilden. Dafür sei als Beispiel die Lunge genannt. Sie sproßt aus dem Kopfdarm aus wie eine alveoläre Drüse, stammesgeschichtlich aber entsteht sie zuerst als weiter Sack, der Falten, die immer komplizierter werden nach innen ausbildet. Es ist also der umgekehrte Weg, auf dem eine Vergrößerung der respirierenden Oberfläche gewonnen wird. Solche Ausnahmen ändern aber an dem einheitlichen Grundplan nichts.

Um Ihnen eine Vorstellung von der großen Bedeutung der Häckelschen Lehren zu geben, will ich Ihnen einige Beispiele aus der menschlichen Anatomie vorführen, die Ihnen zeigen sollen, wie die ganze Lehrmethode durch entwicklungsgeschichtliche und vergleichend-anatomische Behandlung auch des menschlichen Organismus gehoben wird, weil man ein Verständnis für den fertigen Zustand gewinnt, indem man die kompliziertesten Verhältnisse von einfachen Zuständen ableiten kann. Der fertige Zustand ergibt sich daraus als ganz naturgemäß.

Betrachtet man den Menschen, so erkennt man ihn seiner Entwicklung und seinem Bau nach als Säugetier. Er hat aber in seiner Organisation auch Verhältnisse, die deutlich auf eine Verwandtschaft mit niederen Wirbeltieren, ja auch mit Wirbellosen hinweisen.

1. Als Säugetier erweist er sich durch seinen ganzen Körperbau. Eine besondere Rolle spielen aber in der Gesamtorganisation die rudimentären Organe. Als bekanntestes nenne ich den Blinddarm mit seinem Appendix, dem Wurmfortsatz. Wie kommt der Mensch zu diesem Organ, das offenbar in Verkümmerung begriffen ist? Ein Blick auf niedere Säugetiere klärt das auf: wir kennen viele Säugetiere (Wiederkäuer, Nager u. a.), bei welchen mächtig ausgebildete Blinddärme bestehen, die, wie wir wissen, für die Verdauung sehr bedeutungsvoll sind. Auch beim menschlichen Embryo ist der Blinddarm noch mächtiger angelegt, erst später bleibt sein Ende im Wachstum zurück und verkümmert zum Appendix, dem wohl noch eine Funktion zukommt, aber er zeigt alle Erscheinungen der Rückbildung. Ein solches Organ wird verständlich, wenn der Mensch aus anderen Säugetierformen hervorgegangen ist, die noch einen in voller Funktion stehenden Blinddarm hatten.

2. Eine verwandtschaftliche Beziehung zu niederen wasserlebenden Wirbeltieren ergibt sich aus der Betrachtung eines etwa

4 Wochen alten menschlichen Embryo, der an der Seite des Kopfes Kiemenspalten besitzt. Solche Gebilde finden sich in voller Funktion nur bei Fischen und wasserlebenden Amphibien. Beim Menschen bestehen sie, wie bei allen Sauropsiden und Säugetieren, nur kurze Zeit, dann schwinden sie. Auch die Tatsache, daß sie nicht restlos verschwinden, sondern daß aus bestimmten Teilen wichtige Organe, die Thymus, die Epithelkörperchen und der postbranchiale Körper hervorgehen, macht die Bildung offener Kiemenspalten nicht verständlich. Solche wären als Anlage für die genannten Organe nicht nötig. Ihre Bildung ist nur verständlich, wenn wir annehmen, daß der Mensch stammesgeschichtlich aus kiementragenden, wasserlebenden Formen hervorgegangen ist.

3. Beziehungen zu Wirbellosen bestehen in dem Zweiblätterkeim des Menschen, der Gastrula, die seit einigen Jahren sehr wohl bekannt geworden ist. Sie weist auf Verwandtschaft mit Cölenteraten hin. Ferner gleicht die menschliche Eizelle morphologisch einem einzelligen Organismus, einem Protozoon.

Die Eizellen der verschiedenen niederen Wirbeltiere, Säugetiere und des Menschen sind natürlich in dem Sinne sehr different, als sehr Verschiedenes in der embryonalen Entwicklung aus ihnen hervorgeht. Es schlummern Kräfte in ihnen, deren Wesen wir noch nicht kennen, die in dem folgenden Entwicklungsvorgang manifest werden (aus dem Hundeei wird ein Hund, aus der menschlichen Eizelle ein Mensch). Das tut aber der Tatsache keinen Abbruch, daß sie als Zellen morphologisch gleichwertig sind.

Eine andere Erklärung als die der historischen Zusammengehörigkeit aller Organismen gibt es bis jetzt für die angeführten Erscheinungen nicht.

Sehen wir ferner einige Organsysteme auf ihren Aufbau an, so finden wir das gleiche. Betrachten wir das Skelett, die Haut, die Urogenitalorgane, das Nervensystem. Ohne die Annahme eines historischen Zusammenhanges, einer Stammverwandtschaft sind die Formerscheinungen völlig unverständlich, während bei der genannten Annahme alles sich erklärt.

1. Skelett: Die erste Anlage des Achsenskelettes bildet bei sämtlichen Wirbeltieren ein ungegliederter Stab aus Gallertzellen, die Chorda dorsalis. Sie findet sich vom Amphioxus an bis zum Menschen in gleicher Weise bei allen Wirbeltieren, ja sie verknüpft auch die Wirbeltiere mit den Wirbellosen, da sie auch bei Tunicaten besteht. Während sie aber beim Amphioxus dauernd

das einzige Achsenskelett darstellt, besteht sie beim Menschen nur vorübergehend in ganzer Ausbildung, um sich in äußerst komplizierter Weise mit Scheiden zu umgeben, als deren letzte die gegliederte knöcherne Wirbelsäule erscheint. Zwischen diesen Extremen, der Chorda und der knöchernen Wirbelsäule, bestehen viele Zwischenstufen, die deshalb so interessant und lehrreich sind, weil sie einerseits in den einzelnen Klassen der Wirbeltiere den dauernden Zustand darstellen, andererseits von den höheren Formen als Durchgangsstadien durchlaufen werden. Wir sehen bei Neunaugen die Chorda sich mit einer Scheide aus Bindegewebe umgeben. Sie ist ebenso ungegliedert wie die Chorda selbst. An einigen Stellen treten Knorpelzellen in der bindegewebigen Scheide auf, welche in Form getrennter Gruppen den ersten gegliederten Zustand des Achsenskeletts vorbereiten. Bei den Selachiern und Ganoiden (Haifischen und Stören) sehen wir zuerst die Chorda, darum eine bindegewebige Scheide, dann Knorpelgewebe im Bindegewebe auftreten und gegliederte Ringe bilden (knorpelige Wirbelkörper bei den Knorpelfischen). Bei Knochenfischen und allen höheren Formen, Amphibien, Reptilien, Vögeln und Säugetieren sehen wir die Chorda sich zuerst mit einer bindegewebigen, fibrösen Scheide umgeben, darin treten dann gegliederte Knorpelspangen auf. Zuletzt dringen neue Zellen hier ein, welche Knochensubstanz abscheiden und den Knorpel umschließen, der damit außer Funktion gesetzt wird und einer Rückbildung verfällt. Dieses Knochengewebe tritt langsam auf den Plan, erobert sich Schritt für Schritt das Terrain, so daß wir bei Amphibien noch viel mehr Knorpelreste in der Wirbelsäule finden als bei Reptilien, bei letzteren wieder mehr als bei Vögeln und Säugetieren. Bei einem äußerlich scheinbar erwachsenen Wassersalamander kann man im Querschnitt alle die Gewebsgenerationen gleichzeitig umeinander angeordnet erkennen. Das zuletzt auftretende Knochengewebe ist das leistungsfähigste. es verdrängt die anderen Gewebe, aber es erfolgt dies erst nach einem Kampf, der sich durch die ganze Tierreihe allmählich abspielt und der ebenso bei der Entwicklung jedes einzelnen Menschen sich wiederholt. Das Knorpelgewebe befindet sich gegenüber dem Knochenbildungsgewebe in der Defensive, aber es nimmt den Kampf auf, bevor es unterliegt und spielt dabei in sehr komplizierter Weise eine sehr wichtige Rolle beim Aufbau des knöchernen Skelettes. Es dauert dieser Prozeß beim Menschen für die Wirbelsäule bis zum 20. Lebensjahre. Dabei schwindet die alte Chorda nicht völlig, sondern bleibt an bestimmten Stellen dauernd er-

halten. Die Entwicklung des Knochengewebes und sein Kampf gegen das Knorpelgewebe ist einer der interessantesten geweblichen Vorgänge in den Organismen. Beim Menschen dauert er z. B. im Oberschenkel bis zum 29. Lebensjahre.

2. Betrachten wir die Haut: wir sehen, daß sie durch eine oberflächliche Zellenlage, das Ektoderm, vorgebildet ist. Bei wasserlebenden Tieren wird sie zu einer Schleimhaut, bei luftlebenden Tieren verliert sie diesen Charakter. Hieraus läßt sich eine Anpassung an die Änderung des umgebenden Mediums erkennen, aber keine stammesgeschichtliche Ableitung begründen. Nun wissen wir aber, daß in der Haut der wasserlebenden Tiere bei niederen Formen, den Haifischen, sehr verbreitet als Schutzorgane Zahnbildungen auftreten, ferner Hautsinnesorgane, welche dem Tier die Fähigkeit verleihen, die Qualitäten des umgebenden Mediums zu beurteilen. Diese Organe finden sich auch in der Umgebung der Mundöffnung und setzen sich mit der Haut in den Anfangsabschnitt des Darms fort. Sie treten hier in den Dienst der Nahrungsaufnahme und werden diesen, neuen Leistungen folgend, stärker ausgebildet, die Zähne zum Festhalten der Nahrung, die Sinnesorgane als Geschmacksknospen. Diese ursprünglich dem ganzen Integument zukommenden Organe erhalten damit an dieser Stelle bleibende Bedeutung und wenn sie in der Haut mit dem Übergang zum Leben in der Luft schwinden, so bleiben sie in der Mundhöhle erhalten, durch die ganze Wirbeltierreihe. So besitzt sie auch der Mensch. Verständlich werden uns diese Organe durch die Auffassung der Abstammungslehre. In den Knochen der Haut, die mit den Hautzähnchen auftreten, haben wir auch die Grundlage des knöchernen Innenskelettes vor uns. Die Deckknochen des Kopfes sind von Ganoiden (Knorpelfischen) bis Säugetieren in ihrer gesetzmäßigen Ausbildung verfolgbar. Als wesentlich wollen wir hier festhalten: der Mensch besitzt in den Zähnen der Kiefer und in den Geschmacksknospen seiner Zunge noch Reste von Einrichtungen, die bei niederen Wirbeltieren über die ganze Haut verbreitet sind.

3. Ebenso interessant ist die stammesgeschichtliche Ausbildung der Urogenitalorgane bei Wirbeltieren. In die Leibeshöhle niederer Wirbeltiere werden vom Körper aus erstens die durch den Stoffwechsel verbrauchten Stoffe der Organe, die Abbauprodukte, in flüssiger Form abgegeben, ferner gelangen in diesen Hohlraum die Formelemente, welche als Geschlechtszellen der Er-

haltung der Art dienen als Ei- und Samenzelle. Es entsteht nun ein Kanal, der von der Leibeshöhle nach außen führt und als Abführweg für beide Abgaben des Organismus dient: der sogenannte Vornierengang. Wenn nun der Organismus sich weiter kompliziert, indem er durch die Urwirbel gegliedert wird, daß ferner ein Kopf, ein Rumpf und ein Schwanz zur Ausbildung kommt, so sehen wir auch in Beziehung zu jenem Kanal eine Gliederung auftreten. In jedem Segment entsteht ein Kanälchen und die verschiedenen Kanälchen vereinigen sich in einem. Die Summe der Kanälchen bilden die erste Niere, der Kanal, in dem sie sich vereinigen, ist der erste Nierengang. Nun unterscheidet man in der Nierenanlage einen Kopf-, Rumpf- und Schwanzabschnitt (Pro-, Meso- und Metanephros). Bei den niedersten Wirbeltieren funktioniert noch die Kopfniere, bei den meisten Fischen und Amphibien noch die Rumpfniere (Urniere) als harnbildendes und -ableitendes Organ. Es spielt sich noch eine Längsspaltung am Vornierengang ab, wodurch ein Müllerscher Gang sich von der Urniere ganz sondert. Beide werden bei niederen Wirbeltieren schon in verschiedener Weise als Ausführwege der Geschlechtsorgane verwendet, der Müllersche Gang beim weiblichen, der Urnierengang beim männlichen Geschlecht. Letzterer dient dabei zugleich als Harn- und Samenleiter. Bei Reptilien und Vögeln spielen sich weiter Umbildungen ab, wobei besonders die Harnabsonderung auf den hintersten Abschnitt des Systems, den Metanephros, verlegt wird.

Bei den Säugern ist die Kopfniere geschwunden, die Rumpfniere ist ganz in den Dienst der Geschlechtsorgane getreten, die Schwanzniere (Metanephros) allein bildet das Harn bereitende Organ. Die durch Sonderung aus dem Vornierengang entstandenen Urnieren- und Müllerscher Gänge werden: der erstere beim männlichen Geschlecht zum Samenleiter, der letztere beim weiblichen Geschlecht zu den Ausführwegen ausgebildet. Die Schwanzniere bildet sich einen eigenen Ausführgang. Die Keimdrüsen treten im männlichen Geschlecht mit den Urnierenkanälchen in Verbindung. Beim weiblichen Geschlecht fallen die Eier in die Leibeshöhle und werden von den in diese Höhle sich öffnenden Ausführwegen aufgenommen. Hier ist ein stammesgeschichtlich ganz primitiver Zustand erhalten.

Beim menschlichen Embryo ist dieses komplizierte Organsystem in allen seinen Teilen angelegt, bis sich im 4. Monate

des Embryonallebens der Keim nach der männlichen oder weiblichen Seite differenziert. Aber auch dann bleiben stets von dem nicht zur Ausbildung gelangten Teil des Systems wohl nachweisbare Reste erhalten.

In diesem ganzen System besteht ein so charakteristischer Bauplan und eine so deutliche Weitersonderung von den niedersten zu den höchsten Wirbeltieren, daß nur die Entwicklungslehre (Stammesverwandtschaft) dafür eine Erklärung gibt.

4. Dasselbe läßt sich von der Anlage und Ausbildung des Zentralnervensystems sagen. An der Gehirnanlage bestehen zuerst drei, dann fünf Bläschen, die zu den einzelnen Abschnitten des fertigen Organs sich ausbilden, in verschiedener Weise bei den Wirbeltierklassen, aber doch stets den einheitlichen Plan erkennen lassend.

Das Gleiche ließe sich vom Darm-, Gefäß- und Muskelsystem ausführen.

Über diese Fragen hat Haeckel nicht eigene Untersuchungen veröffentlicht, aber sie wurden zum Teil unter seinem und Gegenbaurs Einfluß von Schülern bearbeitet, und er hat sie in seinen noch zu besprechenden Büchern behandelt. Die Zahnentwicklung wurde von Oskar Hertwig untersucht. Im übrigen ist durch die Ausgestaltung der Entwicklungslehre durch Haeckel und Gegenbaur das Verständnis für die tatsächlichen Befunde erst geweckt worden. Gegenbaur hat besonders die Skelettentwicklung aufgeklärt, ferner das Kopf- und Extremitätenproblem der Wirbeltiere in bekannter klassischer Form bearbeitet. Auch diese Arbeiten fallen in die hier in Jena mit Haeckel gemeinsam verlebte Zeit. Haeckel haben sie wohl speziell bei der Behandlung der Frage von der Abstammung des Menschen wesentlich gefördert und ihm viel Material zur Begründung seiner Anschauungen geboten. Näher auf die Frage der Abstammung des Menschen hier einzugehen, halte ich für unnötig, sie ist hinreichend bekannt, und Haeckel selbst hat immer wieder betont, im Anschluß an den Ausspruch von Huxley, daß sie die Frage aller Fragen sei.

Durch die so wertvollen paläontologischen Funde menschlicher Reste in den letzten Jahren ist unser Wissen wesentlich erweitert worden. Die vorliegenden Tatsachen sind wichtige Stützen für die Entwicklungslehre, sie zeigen aber auch, daß sich

die Vorgänge der Ausbildung des Menschen jedenfalls viel komplizierter abgespielt haben, als man noch vor etwa 10 Jahren annahm.

Ich wende mich nun zu einer zweiten Seite von HAECKELS Arbeitsweise:

HAECKEL war so sehr von der Bedeutung der Ausgestaltung der Morphologie überzeugt, daß er es für angebracht hielt, sie auch dem gebildeten Publikum bekannt zu machen. Das tat er zuerst in seiner natürlichen Schöpfungsgeschichte, in welcher er die sämtlichen damals (1868) vorliegenden Auffassungen aller namhaften Naturforscher in vortrefflicher Weise kritisch beleuchtet und die DARWINsche Deszendenzlehre darstellt und begründet. Er hat ferner zwei große Werke, die wissenschaftlich hoch zu bewerten sind: Die Phylogenie und die Anthropogenie verfaßt. Die Phylogenie behandelt er in drei Bänden. Im ersten Band wird die stammesgeschichtliche Ausbildung der Tiere und Pflanzen geschildert. Der zweite Band hat die wirbellosen, der dritte die Wirbeltiere zum Gegenstand. Die große Wissenschaftlichkeit, welche diesem Werk zuzuerkennen ist, kommt in dem großen Tatsachenmaterial, das darin niedergelegt ist, zum Ausdruck. HAECKEL nimmt die Fortpflanzungs- und Entwicklungsvorgänge sowie den morphologischen Aufbau, also die vergleichende Anatomie zur Grundlage seiner Ausführungen. Und wenn auch durch neuere Forschungen vieles im Detail anders erkannt worden ist, die Natur geht ja wohl viel kompliziertere Wege und es wirken Kräfte, die wir noch nicht kennen, im wesentlichen hat HAEKEL wohl das Richtige getroffen, und jedenfalls gibt das Werk in großartiger Weise ein Gesamtbild des biologischen Wissens seiner Zeit (1894). Ebenso ist das zweite Werk, die Anthropogenie zu beurteilen. Sie gibt in zwei Bänden erstens die Keimesgeschichte, und zweitens die Stammesgeschichte des Menschen wiederum auf breitester Basis und klar durchdacht. Diese beiden Werke sind, besonders das letztere, auch für den gebildeten Laien verständlich. Mit diesen Werken hat HAECKEL jedenfalls das bewirkt, daß die Biologie ins Volk getragen wurde, und daß viele Menschen, welche ihrer Erziehung und ihrem Berufe nach diesen Fragen ganz fern standen, angeregt wurden über so manches Wichtige nachzudenken.

HAECKEL hat ferner von seinen vielen Reisen wichtiges Material mitgebracht, das teils von seinen Schülern bearbeitet, teils im Museum des hiesigen Zoologischen Instituts aufgestellt ist. In seinen populären Reisewerken: Indische Reisebriefe und

Insulinde hat er auch den Laien viel Anregung geboten. Ebenso hat er in den Kunstformen der Natur und in seinen Wanderbildern (die Naturwunder der Tropenwelt) künstlerische und ansprechende Bilderwerke geschaffen, die uns zeigen, in wie großartiger und vielseitiger Weise er die Natur aufgefaßt hat.

Seine letzte wissenschaftliche Tat, die auch dem Laienpublikum und besonders der heranwachsenden Generation Anregung bringen wird, ist das phyletische Museum. Durch Schenkungen hat Haeckel über 300 000 M. zum Bau dieses einzigartigen Museums erhalten. Auch für eine Erweiterung der Lehrtätigkeit an unserer Hochschule hat Haeckel gesorgt. Er hat zwei Professuren geschaffen. Haeckels Verehrer, Paul Ritter, stiftete für sie die Mittel. Die eine, die Ritter-Professur ist ein Lehrstuhl für Stammesgeschichte (Phylogenie), die an das zoologische Institut angegliedert ist. Die zweite ist die Haeckel-Professur, für Paläontologie, durch welche Haeckels große Wertschätzung des Studiums der ausgestorbenen Tierformen für die biologische Erkenntnis den schönsten Ausdruck findet. Auch hierfür hat Paul Ritter die Mittel gestiftet, die Professur trägt den Namen Haeckels, der durch diese Stiftung geehrt werden sollte.

Übersehen wir Haeckels wissenschaftliche Tätigkeit, so bewundern wir zugleich ihre Breite und ihre Tiefe. Auf einer breiten Basis hat er einen großartigen Bau aufgeführt. Aus seinen Untersuchungen und Darstellungen ergibt sich die Einheitlichkeit der Organismenreihe auf unserer Erde. Sie zeigen uns eine Geschichte, in welcher der Mensch mitten drin steht. Die Fülle der Tatsachen, welche von hunderten von Forschern aufgefunden wurden, ist verknüpft durch den Gedanken des Zusammenhangs der Erscheinungen. Von früheren Forschern schon ausgesprochen, von Darwin zuerst begründet, hat er von Haeckel einen gewaltigen Ausbau erfahren, der auch der Allgemeinheit der Gebildeten nicht fremd geblieben ist.

Das Bild Ernst Haeckels bliebe unvollständig, wenn man nicht gedächte seiner jüngsten Werke, die eine so gewaltige Wirkung auf breite Schichten nicht nur der deutschen Bevölkerung, sondern auch ferner Länder, ausgeübt haben. Die Wirkung dieser Schriften ist begründet durch die rückhaltlose Art, in welcher Haeckel darin seiner Überzeugung Ausdruck gibt.

Im Anfang meiner Ausführungen hob ich hervor, daß Haeckel stets den Mut gehabt hat, aus seinen Beobachtungen die letzten

Konsequenzen zu ziehen. Wenn wir seine wissenschaftliche Arbeit überblicken, so stellt sie eine Lebensarbeit dar, die wohl ihrem Meister das Recht gibt, sich ein Weltbild als das Resultat seiner Mühe zu schaffen, wie er es getan hat. Keiner kann ihm das Recht bestreiten. Seiner Gepflogenheit entsprechend, seine Überzeugungen in wissenschaftlichen biologischen Fragen dem großen Publikum nicht vorzuenthalten, hat er auch seine aus seiner Lebensarbeit gewonnene Weltanschauung der gebildeten Welt vorgelegt. Ob die dadurch hervorgerufene Bewegung, die seit einigen Jahren eingesetzt hat, sich zu allgemeiner Anerkennung durchringen wird, muß die Zukunft entscheiden. ERNST HAECKEL steht auch hierin groß und einzig da.

HAECKEL ist sein ganzes Leben hindurch ein Kämpfer gewesen. Alle seine Gegner, auch auf wissenschaftlichem Gebiete, haben ihn stets zu weiterer Arbeit angeregt. Der Kampf für die Wissenschaft war ihm Bedürfnis. Demgegenüber steht die Liebenswürdigkeit seiner Persönlichkeit, deren Zauber auf jeden, der mit ihm in persönliche Beziehung kommt, anregend und belebend wirken muß.

HAECKELS Lehren haben neben viel Anerkennung auch manchen lebhaften Widerspruch erfahren. Ich meine nicht solchen, der von Laien infolge der Störung ihres religiösen Gefühls erhoben wird, auch nicht denjenigen der Philosophen von Fach, denn die Grundlagen, von welchen aus diese Widersprüche entstehen, sind zu ungleich. Hier eine Fülle durch mühsame Arbeit zu unserer Kenntnis gebrachter Tatsachen (Naturerscheinungen), dort konstruierte Begriffe, welchen jede Gegenständlichkeit fehlt, denen aber eine praktiscke Bedeutung für die Bedürfnisse vieler Menschen nicht abzusprechen ist, die ferner auch eine geschichtliche Entwicklung haben. Darauf einzugehen ist hier nicht am Platze. Ich habe nur die widersprechenden Ansichten der biologischen Fachgenossen im Auge:

In erster Linie steht da wohl WEISSMANN mit seiner Lehre von der Konstanz des Keimplasmas. Er leugnet die Tatsache der Vererbung erworbener Eigenschaften. Es fehlt an Zeit hier ausführlicher auf diese Lehre einzugehen und es hieße WEISSMANN unrecht tun, wenn man seine Arbeit mit wenigen Sätzen erledigen wollte. Aber auf eines möchte ich hinweisen: Bei der WEISSMANNschen Lehre wird von dem komplizierten Bau der höheren Organismen ganz abgesehen. Das Keimplasma mit seinen

mannigfaltigen und dunklen Eigenschaften spielt die Hauptrolle. Die ganze Entstehung der Tierreihe wird gar nicht berührt. So läßt uns diese Lehre im Grunde unbefriedigt. Von anderen Gegnern glaube ich, daß die Gegnerschaft nur eine künstlich konstruierte ist. Die Entwicklungsmechanik, deren Erforschung die Basis unseres Wissens in vielen wichtigen Punkten verbreitert hat, läßt sich ohne Schwierigkeit in den Rahmen der Entwicklungslehre einfügen (Roux). In den letzten Jahren sind verschiedene neue Methoden biologischer Forschung angewendet worden, z. B. die experimentelle Beeinflussung der Lebensvorgänge. Es sind besonders interessante Ergebnisse für die Beurteilung der Keimzellen und ersten Entwicklungsvorgänge daraus gewonnen worden (Boveri). Ebenso wichtige Aufschlüsse haben wir über die Funktion vieler Drüsen (Schilddrüse, Epithelkörperchen, Nebennieren, Hypophysis) erhalten. Aber auch diese Wege der Forschung bieten für die Entwicklungslehre keine Gegnerschaft.

Wenn ich im Sinne Haeckels versuchen will als denkender Naturforscher die verschiedenen neuen Wege biologischer Forschung zu beurteilen, so glaube ich, daß sie ebenso wie die Haeckelschen Arbeiten der Sache der Erkenntnis nur nützen und deshalb auch von Haeckel selbst nur mit Freuden begrüßt werden. Ich schließe das aus vielen Äußerungen Haeckels, die zeigen, daß er kein Dogmatiker ist und daß er der Wissenschaft noch ein reiches Feld der Arbeit zuerkennt. Es ergibt sich auch aus dem Dankschreiben, das er bei Gelegenheit seines 70. Geburtstages an seine Freunde sandte und worin es heißt: Die Weltanschauung, die ich als Ergebnis meiner Lebensarbeit in meinen Schriften niedergelegt habe, bleibt ebenso unvollkommenes Stückwerk wie die Philosophie aller denkenden Menschen.

Ich bin am Schlusse meiner Ausführungen. Ein körperliches Leiden hindert unsern Jubilar seinen 80. Geburtstag in weiterem Kreise festlich zu begehen. Aber der Tag soll nicht vergessen werden. Wer das Glück hat in der letzten Zeit den verehrten Meister öfter zu sehen, muß staunen, wie sein Geist völlig unverändert jugendlich geblieben ist. Noch heute verfolgt er mit größtem Interesse alle Fortschritte seiner Wissenschaft und der Kultur und ist wissenschaftlich produktiv tätig. Er kann nicht mehr in die Welt gehen, aber die Welt kommt zu ihm in sein behagliches Arbeitszimmer. Aus allen Lebensstellungen

bringen ihm Freunde beredte Zeichen ihrer Bewunderung, seitdem er in Zurückgezogenheit lebt und in besonders reicher Fülle gerade jetzt zu seinem 80. Geburtstage. Hat er mir doch noch vor wenigen Tagen in humorvoller Weise erzählt, daß ihm ein junger Musiker sogar eine Symphonie zu seinem Jubeltage gewidmet hat, und die Musik ist gerade die Kunstform, die im Leben HAECKELS die geringste Rolle gespielt hat.

Meine Worte will ich in dem Wunsche ausklingen lassen, daß es unserem großen Jubilar, der zum Glanze seiner Wissenschaft und unserer Hochschule so viel beigetragen hat, noch lange vergönnt sein möge den Erfolg seiner Lebensarbeit zu genießen.

Die Frucht seiner Geistesarbeit wird in Äonen nicht untergehen!

Nachtrag

zu meinen

„Beiträgen zur Kenntnis der Vogellymphknoten".

Von

Dr. Hubert Fürther.

Zu meiner im Septemberheft des 50. Bandes der „Jenaischen Zeitschrift" veröffentlichten Dissertation: „Beiträge zur Kenntnis der Vogellymphknoten" hat sich infolge eines Versehens meinerseits ein Nachtrag nötig gemacht. Nach Erscheinen des betreffenden Heftes nämlich wurde ich von Herrn Dr. J. JOLLY, Paris, Collège de France, mit der Anfrage überrascht, weshalb in meiner Arbeit seiner Untersuchungen keine Erwähnung geschähe. Es handelt sich um eine Schrift mit dem Titel: „Recherches sur les ganglions lymphatiques des oiseaux", erschienen in „Archives d'anatomie microscopique", Tome XI, Paris 1910. Mein Übersehen erklärt sich so: Ich habe mit meinem Thema im W.-S. 1909 begonnen und nach dessen völligem Abschluß Jena im Februar 1912 verlassen. Die Literatur entnahm ich den Jahresberichten der zoologischen Station Neapel, welche dem Jenaer zoologischen Institut erst im Herbst zugehen. Es war mir also der Band 1911, in welchem die Arbeit des Herrn Dr. JOLLY aufgeführt ist, erst im September 1911 zugänglich, und ich habe, da ich in Anbetracht der nur spärlich vorhandenen Spezialliteratur nicht glaubte, daß so kurz vor Abschluß meiner Untersuchungen eine andere einschlägige Arbeit erscheinen werde, das Werk des Herrn Dr. JOLLY übersehen. Nachdem ich Jena verlassen hatte, war ich durch meinen tierätztlichen Beruf lange Zeit auf dem Lande festgehalten und ziemlich beschäftigt, so daß sich aus diesem rein beruflichen Grunde die Drucklegung meiner Dissertation solange verzögerte und die zeitliche Differenz zwischen dem Erscheinen der beiden Arbeiten eine so große wurde.

Um also in erster Linie meiner Verpflichtung Herrn JOLLY gegenüber nachzukommen und um die Lücke in meiner Arbeit

zu ergänzen, seien nachträglich die Resultate der Jollyschen Untersuchungen, die übrigens im großen ganzen mit den meinigen übereinstimmen, wiedergegeben.

Echte Lymphknoten, d. h. in den Lymphgefäßverlauf eingeschaltete und durch Keimzentren charakterisierte lymphoide Organe fand Jolly nicht bei allen Vögeln, sondern, trotzdem er Tiere fast jeder Stellung im System untersucht hat, nur bei der Gruppe der Lamellirostres, und selbst hier nicht bei allen Vertretern. Sie sind beispielsweise vorhanden bei Schwan, Gans, Hausente, verschiedenen Wildenten, während sie z. B. bei der Ringelgans (Branta bernicla) und dem Flamingo fehlen. Es stehen also diese Befunde mit den von mir gemachten im Einklang; ich konnte außerdem bei Larus argentatus und Fulica atra Lymphknoten nachweisen, welche beide unter den von Jolly untersuchten Vögeln nicht verzeichnet stehen. Auch Jolly vermutet, daß der Grund für dieses ganz sporadische Auftreten von Lymphknoten in der Lebensweise dieser Tiere als Wasservögel zu suchen sei.

Außer den zwei paar Lymphknoten, die bereits früher bekannt waren und deren Benennung er beibehält, beschreibt Jolly inkonstant vorhandene Lymphknoten, die in den Verlauf der Hals-, Achsel- oder Brustlymphgefäße eingeschaltet sein können. Er hat diese Befunde in einer überreichen Anzahl von Abbildungen dargestellt. Ich habe, ebenso wie auch Lauth, die gleichen Befunde gemacht, ihnen jedoch nicht diese Bedeutung beigemessen wie Jolly, da solche irreguläre Lymphknötchen in der an Lymphgefäßen sehr reichen unteren Halsregion überall gelegentlich vorkommen können (ich fand sie bei 25 % der untersuchten Tiere), da sie weiter, wie ich feststellen konnte, niemals den typischen Bau der regulären Lymphknoten aufweisen.

Das über die Lagebeziehungen der Lymphknoten, die Vasa afferentia und efferentia sowie über die Mündungsverhältnisse Gesagte enthält nichts wesentlich von meinen und früheren Befunden Abweichendes. Ich halte nur die Angabe für irrig, daß die Jugularvene zwei begleitende Lymphgefäße habe; sie hat nur eines, das andere begleitet nicht die Jugularis, sondern die V. vertebralis.

Jolly betrachtet den Vogellymphknoten als eine Modifikation des Lymphgefäßes, in dessen Verlauf er liegt. Der Lymphknoten ist also röhrenförmig („tubulé"), d. h. das Lumen des Lymphgefäßes setzt sich einfach in dem „Zentralsinus" des Lymphknotens

fort, während die verschiedenen Schichten der Gefäßwand durch Lymphzellen infiltriert, auseinander gedrängt und so zur lymphoiden Substanz werden, die den Zentralsinus umgibt. Der typische Lymphknoten hat also folgenden Bau: „Der Zentralsinus ist zunächst begrenzt von der ‚Substance lymphoide‘, d. h. von der Follikularsubstanz, während die ‚Substance spongieuse‘, die aus einem Geflecht von Lymphsträngen besteht, an der Peripherie des Lymphknotens gelagert ist. Die Hohlräume zwischen den Lymphsträngen, also die ‚peripheren Sinusse‘, stehen mit dem ‚Zentralsinus‘ durch die ‚Intermediärsinusse‘ in Kommunikation. Abweichungen von diesem typischen Bau sind häufig; die Gewebsanordnung ist der des Säugerlymphknotens gegengleich.“ Auch hierin weisen also Jollys und meine Befunde Übereinstimmung auf, wenn man davon absieht, daß in meiner Arbeit statt „lymphoide“ und „spongiöse Substanz“ die Benennung zellreiche und zellarme Schicht gebraucht ist, und daß Jolly die Mündungsstellen der peripheren Sinusse in den Hauptlymphraum mit dem besonderen Namen „Intermediärsinusse“ belegte. Ein Unterschied besteht ferner darin, daß Jolly das Vorhandensein einer Kapsel beschreibt. Diese bestehe aus Bindegewebsfasern mit glatten Muskelzellen, sei viel schwächer als bei den Säugern, und besonders in der Nachbarschaft von Fettgewebe häufig fehlend. Sie sende nie Fortsätze ins Innere des Lymphknotens und stehe in enger Beziehung zu den jeweiligen Nachbarorganen. Ich konnte mich nicht von dem Vorhandensein einer selbständigen Lymphknotenkapsel überzeugen, sondern glaube, daß sie und mit ihr auch alle von ihr ausgehenden Teile, Trabekel und Sinusreticulum, völlig fehlen. Auch die Abbildungen von gänzlich von der Umgebung isolierten Lymphknoten, wie sie Jolly z. B. in Taf. VIII u. X und Textfig. 22 gibt, scheinen mir keineswegs für das Vorhandensein einer, wenn auch noch so zarten, individualisierten Kapsel zu sprechen.

Die Entwicklung des Lymphknotens erfolgt in der Weise, daß an der entsprechenden Stelle zunächst eine Erweiterung des Lymphgefäßes entsteht, welche dann eine Scheidewandbildung („cloisonnement“) dadurch erfährt, daß das wuchernde Mesenchym das Endothel des Lymphgefäßes zurückdrängt und ins Lumen vorwächst. Bei diesem Vorgang wird meist im Axialkanal der Zentralsinus freigelassen, der nun das Lumen des ursprünglichen Lymphgefäßes vorstellt. Das retikuläre Gewebe des Lymphknotens entsteht, indem die verzweigten und anastomosierenden ursprüng-

lichen Mesenchymzellen Fibrillen abscheiden, die das definitive Reticulum abgeben. Die Lymphzellen, die die erste Anlage des Lymphknotens infiltrieren, sind wahrscheinlich ebenfalls an Ort und Stelle modifizierte Mesenchymzellen. Es ist wesentlich, daß bezüglich dieses sehr wichtigen Punktes, der Entstehung des Lymphknotens durch Hereinwachsen von Mesenchym, das Ergebnis der Jollyschen Untersuchungen durch meine Befunde bestätigt werden konnte. Doch erscheint es mir ganz unwahrscheinlich, daß der Zentralsinus von vornherein „ausgespart" wird, dieser bildet sich vielmehr erst auf späteren Stadien aus. Eine Differenz besteht ferner darin, daß Jolly bei einem Vergleich der Entwicklung der Vogel- und Säugerlymphknoten eine prinzipielle Verschiedenheit der beiden Entwicklungsvorgänge feststellt, darauf beruhend, daß bei den Vögeln der Lymphknoten an der Peripherie eines einzigen Lymphgefäßes Entstehung nimmt, bei den Säugern jedoch die Anlage im Zentrum zahlreicher Lymphgefäße gelegen ist. Da Jolly das Vergleichsobjekt, embryonale Lymphknoten vom Schafe, selbst untersucht hat, während ich hierzu nur Literaturangaben benutzen konnte, so verzichte ich darauf, diese Frage des weiteren zu diskutieren.

Jolly stellt ferner fest, daß die Vogellymphknoten echte Lymphknoten sind, die mit den sogenannten „Hämolymphknoten" nichts gemeinsam haben. Die zelligen Bestandteile der Vogellymphknoten zeigen gegenüber denen der Säuger keine wesentlichen Unterschiede. Die Beobachtungen über die Entwicklung der Vogellymphknoten unterstützen die Theorie Ranviers über die Entstehung des Lymphgefäßsystems durch zentrifugale Sprossung aus den Venen. Auch ich habe dieses Punktes bei Beschreibung meines jüngsten Stadiums Erwähnung getan.

Sitzungsberichte
der
Medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft
zu Jena.

Sitzung vom 16. Januar 1914.

I.

Ultramikroskopische Studien über Thrombozyten mit Blutgerinnung.

Von H. Stübel, Jena.

Zum mikroskopischen Studium der Blutgerinnung und der Thrombozyten ist die Beobachtung bei Dunkelfeldbeleuchtung besonders geeignet, denn es handelt sich hier um das Studium sehr schwach lichtbrechender und kleiner Gebilde. Es wurden Blutgerinnung und Thrombozyten bei Amphibien, Vögeln und Säugetieren systematisch bei Dunkelfeldbeleuchtung untersucht, wobei bekannte, aber bei Hellfeldbeleuchtung nur schwer sichtbare Vorgänge näher studiert und durch Aufnahme von zahlreichen Mikrophotographien zur Darstellung gebracht wurden, und auch neue Beobachtungen gemacht werden konnten. Zu den Versuchen wurde hauptsächlich das Blut vom Mensch, Huhn und Frosch verwendet.

Zum Studium der Blutgerinnung beim Menschen wurde nach der BÜRKERschen Methode verfahren. Um die lebenden Blutplättchen längere Zeit beobachten zu können, wurde das Blut mit Hirudin versetzt. Die lebenden Blutplättchen des Menschen sind bei Dunkelfeldbeleuchtung als sehr distinkte, wohl charakterisierte Elemente leicht zu beobachten und zu demonstrieren. Da sie vor allem bei Körpertemperatur pulsierende, amöboide Bewegungen ausführen, ist ihre Form im Leben unbestimmt, kugelig oder spindelförmig, an ein und demselben Exemplar oft rasch wechselnd. Das Blutplättchen besitzt ein, zwei oder mehrere, einfach konturierte Fortsätze, die gleichfalls an der Bewegung des Plättchens teilnehmen, indem sie langsame Schwin-

gungen ausführen. Man sieht häufig, wie derartige Fortsätze gebildet und wieder eingezogen werden. Die Grundsubstanz des Blutplättchens ist optisch leer; in ihr sind Körnchen von zweierlei Art eingeschlossen, schwächer und stärker lichtbrechende; ein als Kern zu deutendes Gebilde ist bei Dunkelfeldbeleuchtung nicht zu beobachten. Wenn die Blutplättchen absterben, so quellen sie stark auf unter Bildung zahlreicher Fortsätze, wobei sie das Bestreben haben, zu agglutinieren; man kann dabei beobachten, wie die Fortsätze sich miteinander verbinden. Sobald die Blutplättchen absterben tritt die Blutgerinnung ein.

Das ultramikroskopische Studium der Fibrinbildung zeigt uns, daß die Umwandlung des Fibrinogens in Fibrin ein Vorgang ist, der nicht mit der sonstigen Koagulation von Eiweißkörpern verglichen werden darf, sondern auf eine ganz eigenartige Weise abläuft. Die Koagulation der Eiweißkörper stellt sich im Ultramikroskop bekanntlich so dar, daß ultramikroskopisch wahrnehmbare Körnchen auftreten, die sich vermehren und vergrößern und schließlich zu Haufen zusammenballen, wobei dann die Brownsche Molekularbewegung der Körnchen aufhört. Demgegenüber läuft die Fibrinbildung folgendermaßen ab: Aus dem (abgesehen von den bekannten Hämokonien) optisch leeren Blutplasma scheidet sich das Fibrin sofort in Form scharf begrenzter Nadeln ab. Es unterliegt bei Betrachtung mittels Dunkelfeldbeleuchtung keinem Zweifel, daß es sich bei der Fibrinbildung tatsächlich um das Entstehen wirklicher Nadeln handelt, daß der Vorgang also wie ein typischer Kristallisationsprozeß sich darstellt. Die Nadeln entstehen zumeist und zuerst an den Blutplättchen, so daß das schon von Ranvier beschriebene sternförmige Bild der Blutgerinnung zur Ausbildung kommt. Daneben nimmt man aber auch deutlich wahr, wie Nadeln frei im Blutplasma oder an Rauhigkeiten von Objektträger und Deckglas oder an zufällig in das Präparat geratenen winzigen Fremdkörpern entstehen. Die Größe der Nadeln ist sehr verschieden; es kann sich ein verhältnismäßig weitmaschiges Gitter großer oder ein engmaschiges Gitter kleiner Nadeln ausbilden. Diese Größenunterschiede sind von den jeweiligen besonderen Bedingungen, unter denen die Nadelbildung eintritt, abhängig. In Berührung mit den Blutplättchen oder vor allem mit einer Glasfläche bilden sich rasch zahlreiche, kleine Nadeln aus, während in der freien Blutflüssigkeit langsam einzelne, aber oft sehr große Nadeln entstehen. Auch diese Tatsachen sprechen dafür, daß man in der Fibrinbildung eine Art Kristallisationsvorgang zu sehen hat. — Ein Ansatz der Nadeln an Leukozyten oder Erythrozyten läßt sich nicht beobachten. Bei Körpertemperatur sieht man die Leukozyten lebhaft im Filz der Fibrinnadeln herumkriechen.

Bei einem Falle von schwerer Hämophilie verlief der Gerinnungsvorgang in prinzipiell gleicher Weise wie beim normalen Menschen. Der ganze Vorgang war nur außerordentlich stark verzögert, indem erstens die Blutplättchen sehr lang am Leben blieben, und indem zweitens nach schließlich erfolgter Quellung und Agglu-

tination der Plättchen wiederum eine geraume Zeit verstrich, bis die Bildung der Fibrinnadeln einsetzte.

Im Vogelblut (Huhn) sind die Thrombozyten wohl bekannt. Im Gegensatz zu den Blutplättchen der Säugetiere handelt es sich um unzweifelhafte Zellen. Außer ihrer Hinfälligkeit und ihrer Neigung zur Agglutination haben sie mit den Blutplättchen vor allem die Art der Körnelung ihres Protoplasmas gemein. Bei Dunkelfeldbeleuchtung sind die Thrombozyten von den verschiedenen Formen der Leukozyten stets deutlich zu unterscheiden, indem die Körner ihres Plasmas erheblich schwächer lichtbrechend sind. Ganz ebenso wie die Thrombozyten der Vögel verhalten sich diejenigen der Amphibien (Frosch, Kröte); sie sind durch noch größere Hinfälligkeit ausgezeichnet und quellen beim Absterben enorm stark auf. Dabei bleiben die Körnchen wie beim Säugetierplättchen im Zentrum des Thrombozyten, während sich außen erst eine optisch leere Schicht bildet, in der jedoch bei Amphibien sehr bald ein Gewimmel schwach lichtbrechender ultramikroskopischer Teilchen entsteht. Die Thrombozyten des Vogelblutes spielen lange nicht in dem Maße die Rolle von Zentren für die Fibrinbildung wie die Blutplättchen der Säugetiere; vielfach treten einzelne oder agglutinierte Thrombozyten überhaupt nicht mit dem sich bildenden Fibrin in Berührung. Im Amphibienblut tritt die Fibrinbildung ganz unabhängig von den Thrombozyten auf.

Was den Modus der Fibrinbildung bei Vögeln und Amphibien anbelangt, so zeigt derselbe im Vergleich zu demjenigen bei den Säugetieren gewisse charakteristische Unterschiede. Beim Vogel kann sich das Fibrin in ebensogroßen Nadeln wie beim Säugetier abscheiden. Die Nadeln bilden sich jedoch in der Regel viel kleiner aus, so daß sie ultramikroskopisch sind, d. h. bei gewöhnlicher Beleuchtung überhaupt nicht mehr sichtbar gemacht werden können. Wenn man zellfreies Vogelplasma (nach Delezenne) mit Muskelextrakt versetzt, so kann sich die Fibrinbildung auf zweierlei Weise vollziehen: Entweder treten sofort Unmassen dichtgedrängter, ganz feiner, ultramikroskopischer Nädelchen auf, oder es bildet sich ein zumeist sehr feines und oft auch nur ultramikroskopisches Netzwerk von zusammenhängenden Fasern, die dann nicht wie Nadeln aussehen. Beim Amphibienblut vollzieht sich die Fibrinbildung gleichfalls in der Weise, daß ein sehr feines, meist ultramikroskopisches Fadennetz entsteht. Aber sowohl beim Vogel- wie beim Amphibienblut geht dieser Fadenbildung niemals eine Entstehung ultramikroskopischer Körnchen voran, sondern die Fäden bilden sich ebenso wie die Fibrinnadeln der Säugetiere in dem optisch leeren Plasma aus.

Zusammenfassend läßt sich also folgendes sagen: Die Thrombozyten der Vögel und Amphibien zeigen ebenso wie durch ihre große Hinfälligkeit und ihre Neigung zur Quellung und Agglutination auch bei Dunkelfeldbeleuchtung infolge der charakteristischen schwachen Lichtbrechung ihrer Protoplasmagranula eine weitgehende Übereinstimmung mit den Blutplättchen der Säugetiere. Bei den letzteren ist zwar auch bei Dunkelfeldbeleuchtung kein Kern nachzuweisen; die intensiven, langanhaltenden amöboiden Bewegungen, welche die Blut-

plättchen ausführen, machen es jedoch wiederum wahrscheinlich, daß auch den Blutplättchen der Wert einer Zelle zukommt. — Die Fibrinbildung läßt sich nicht direkt mit der Gerinnung der Eiweißkörper (z. B. Labgerinnung, Gerinnung durch Aussalzen usw.) vergleichen, sondern verläuft ultramikroskopisch unter dem Bilde eines Kristallisationsvorganges; am deutlichsten läßt sich dies bei der Fibrinbildung im Säugetierplasma erkennen. Nicht nur von physikalisch-chemischen, sondern auch von allgemein biologischen Gesichtspunkten aus erscheint dieser eigenartige Modus der Denaturierung eines Eiweißkörpers beachtenswert. Die Bedeutung der Fibrinbildung für den Gesamtorganismus liegt darin, daß durch das Fibrin ein fester Verschluß eines verletzten Blutgefäßes hergestellt wird. Diese mechanische Anforderung wird durch die Bildung eines feinen Filzes von Nadeln in vollkommenerer Weise erfüllt, als durch die Bildung eines flockigen Niederschlages, wie er sonst bei der Eiweißgerinnung entsteht.

II.

Über Femoralorgane bei Amphibien und Reptilien.

Von **H. v. Eggeling.**

Nach kurzem Hinweis auf die allgemeine Bedeutung drüsenartiger Gebilde im drüsenarmen Integument der Sauropsiden gibt der Vortr. eine Beschreibung von Organbildungen des Integumentes an der Ventralfläche des Oberschenkels bei manchen Lacertiliern, bei Triton viridescens unter den Urodelen und bei Mantidactylus und Petropedetes unter den Anuren. Die Zustände bei Lacertiliern sind längst bekannt; die Einrichtungen bei Amphibien kürzlich zuerst von dem Vortr. genauer untersucht.

Die durch epidiaskopische Projektion von Präparaten und Abbildungen erläuterte Beschreibung geht aus von dem makroskopischen Verhalten. Bei Betrachtung der ventralen Oberfläche des Oberschenkels treten bei zahlreichen Lacertiliern die sogenannten Schenkelorgane als eine von der Leistengegend bis zum Knie sich erstreckende Längsreihe eigenartig modifizierter Schuppen am Hinterrande des Oberschenkels hervor. Sie sind stärker ausgebildet bei männlichen als bei weiblichen Tieren, am kräftigsten entfaltet während der Brunstzeit. Bei Tr. viridescens findet sich am Hinterrande des Oberschenkels eine Reihe von queren Falten mit einem festen, homogenen, dunkeln Überzug. Sie erstrecken sich von der Leistengegend bis zum Knie und sind nur beim Männchen während der Brunstzeit gut entwickelt, schwach in dem übrigen Teil des Jahres. Sie fehlen beim Weibchen. Mantidactylus zeigt am Beginn des Oberschenkels in der Leistengegend einen mit zahlreichen Höckern besetzten Hautbezirk, der beim Weibchen viel weniger hervortritt als beim Männchen und bei letzterem

distalwärts mit einer besonders stark vorragenden rundlichen Kuppe abschließt. Petropedetes besitzt etwa in der Mitte der ventralen Oberschenkelhaut ein ovales leicht höckeriges Feld, das wohl an den vorliegenden Individuen nicht voll ausgebildet ist. Die Unterfläche der ventralen Oberschenkelhaut zeigt bei manchen Lacertiliern den subkutanen Teil der Schenkelorgane als eine lange Reihe stark seitlich komprimierter, mit Einschnitten versehener Follikel, die sich wie tiefe quere Falten an- und übereinander lagern. Bei Tr. viridescens ist die Unterfläche der Oberschenkelhaut glatt, bei Mantidactylus trägt sie einen starken kugeligen, aus einzelnen Läppchen zusammengesetzten, radiär symmetrischen Höcker.

Die mikroskopische Untersuchung lehrt die Schenkelorgane der Lacertilier als Einsenkungen der Epidermis kennen, welche als Keimlager für eine Zellmasse dienen, die an der Oberfläche der Schuppen als harter Pfropf aus einer Pore austritt. Die einzelnen Elemente dieser Zellmasse sind teils polygonal, teils abgeplattet, ihrer Hauptmasse nach verhornt. Möglicherweise geht mit der Verhornung Hand in Hand die Produktion einer geringen Menge von Sekret in Form von Körnchen und Tröpfchen. Die Oberschenkelfalten des Männchens von Tr. viridescens bestehen aus einer Verdickung des Corium, die zur Brunstzeit zunimmt, gleichzeitig mit einer geringen Vermehrung der Zellschichten der Epidermis. Die Zellen der obersten Epidermislage sind zur Brunstzeit in spitze schwarzbraune Hornkegel umgewandelt; während des übrigen Jahres stellen sie platte Hornschüppchen dar. Das wesentliche ist also auch hier eine vermehrte Hornproduktion bei voller Ausbildung der Schenkelfalten. Hautdrüsen sind in ihnen enthalten. Sie sind aber in ihrem Umfang unbeeinflußt durch Jahreszeit und Entwicklungsgrad der Schenkelfalten. Den höckerigen Erhebungen der Oberschenkelhaut bei Mantidactylus und Petropedetes liegen ausschließlich starke Vergrößerungen von Hautdrüsen und zwar hauptsächlich von Gift- oder Körnerdrüsen zugrunde.

Über die Entwicklungsweise der Schenkelorgane läßt sich nur soviel sagen, daß die Organe der Lacertilier teils aus einer Verdickung der Epidermis, teils aus einer Zunahme des Corium hervorgehen. Die Falten des Tr. viridescens sind in der Hauptsache das Ergebnis einer Lederhautverdickung, die Höcker der untersuchten Anurengattungen jedenfalls Abkömmlinge der Epidermis.

Die Funktion der besprochenen Gebilde ist ziemlich unklar. Übereinstimmung besteht bei allen in der Beziehung zum Geschlechtsleben, die sich in der stärkeren Ausbildung beim Männchen, und zwar zur Paarungszeit ausdrückt. Die Hornzapfen der Lacertilier und die Hornzacken des Triton dienen wohl zum Festhalten des Männchens auf der glatten Haut des Weibchens beim Begattungsakt, vielleicht auch als Reizorgane. Es ist möglich, daß die Schenkelorgane der Lacertilier außerdem noch Duftstoffe produzieren, die der Anlockung der Geschlechter dienen. Ob das Sekret der vergrößerten Körnerdrüsen der Anuren eine ähnliche Verwendung findet wie die Horngebilde der Lacertilier und von Triton ist fraglich. Herr Kollege Hase hatte die Freundlichkeit den Vortr. darauf aufmerksam zu

machen, daß dies Sekret vielleicht der Brutpflege dient. Anfänge oder Reste ähnlicher Einrichtungen dürften auch bei anderen Anuren vorliegen, wie aus den Angaben von Ascherson (Arch. Anat. Phys. 1840, p. 17) über besonders große Hautdrüsen in der Inguinalregion bei Fröschen entnommen werden muß.

Die Zusammenstellung der verschiedenen Erscheinungsformen von Organbildungen des Integuments an der Ventralfläche des Oberschenkels bei Amphibien und Reptilien zeigt eine klare Sonderstellung der Anurenbefunde. Dagegen weisen die Schenkelorgane der Lacertilier und die Schenkelfalten der Urodelen so mancherlei Übereinstimmungen auf, daß ihre Herkunft von einem gemeinsamen Ausgangspunkt nicht unwahrscheinlich ist. Dem letzteren stehen die einfachen Faltenbildungen von Tr. viridescens wohl ziemlich nahe. Jedenfalls sprechen diese meine Beobachtungen dafür, daß die Schenkelorgane der Lacertilier von Einrichtungen sich herleiten, in denen die Verhornung eine große Rolle spielte, und nicht von Hautdrüsen amphibienartiger Vorfahren, ebensowenig wie eine direkte Beziehung zu den Talgdrüsen der Säuger angenommen werden kann.

Druck von Ant. Kämpfe in Jena.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Neue Veröffentlichungen.

Erregung und Lähmung.

Eine allgemeine Physiologie der Reizwirkungen.

Von

Max Verworn,

Professor der Physiologie an der Universität Bonn.

Mit 113 Abbildungen im Text.

1914. (X, 304 S. gr. 8°.) **Preis: 10 Mark, geb. 11 Mark.**

Inhalt: Einleitung. — 1. Die Geschichte der Irritabilitätslehre. — 2. Der Begriff des Reizes. — 3. Die spezielle Charakteristik der Reize. — 4. Die allgemeinen Reizwirkungen. — 5. Die Analyse des Erregungsvorganges. — 6. Die Erregungsleitung. — 7. Refraktärstadium und Ermüdung. — 8. Die Interferenz von Reizwirkungen. — 9. Rhythmische Entladungen. — 10. Die Lähmungsvorgänge. — 11. Die spezifischen Leistungen der lebendigen Systeme.

Die Analyse der Irritabilität der lebendigen Substanz und ihrer Reizreaktionen bietet einen der Wege zur Erforschung des Lebens, und darin liegt die Bedeutung des Studiums der Irritabilität, wie sie bereits seit Jahrhunderten von einzelnen Forschern richtig erkannt und immer wieder betont worden ist. Der Verfasser beschreitet hier diesen Weg zur Erkenntnis des Lebensvorganges und unternimmt es, zu zeigen, welche Aufschlüsse uns die Analyse der Erregbarkeit und der Reizwirkungen über das Getriebe der Vorgänge in der lebendigen Substanz zu geben vermag.

Zur Frage der Entstehung maligner Tumoren. Von Th. Boveri, Prof. an der Universität Würzburg. Mit 2 Abbildungen im Text. 1914. Preis: 1 Mark 50 Pf.

Die Frage der Entstehung maligner Tumoren ist ebenso bedeutungsvoll wie sie schwer zu lösen ist. Schon vor 10 Jahren hat der hervorragende Würzburger Zoologe an die Ergebnisse seiner Versuche über die Entwicklung doppelbefruchteter Seeigeleier die Vermutung angeknüpft, daß maligne Tumoren die Folge eines gewissen abnormen Chromosomenbestandes sein könnten, wie er unter Umständen durch mehrpolige Mitosen entstehen kann. Wenn Boveri diesen oft aufgetauchten, aber immer wieder verworfenen Gedanken jetzt aufs neue diskutiert, so hat er dafür besonders gewichtige Gründe. Als Biologe behandelt er das Geschwulstproblem als ein Zellenproblem und es erscheint von vornherein sehr wohl möglich, daß ein Biologe, der gewisse Lebenserscheinungen der Zellen zu ergründen sucht, auf Eigenschaften geführt wird, die aus dem Studium der Tumoren selbst nicht entnommen werden können und doch deren Wesen ausmachen. So darf diese Schrift auf ganz besonderes Interesse in allen Kreisen der Naturforscher wie der Pathologen und Ärzte rechnen.

Über Gedächtnis, Vererbung und Pluripotenz. August Weismann zum achtzigsten Geburtstage gewidmet. Von **Valentin Haecker**, Prof. der Zoologie in Halle a. S. Mit 14 Abbildungen im Text. 1914. Preis: 2 Mark 50 Pf.

Die Zusammenstellung der Gedächtnis- und Vererbungserscheinungen hat namentlich seit dem Erscheinen der Semonschen Arbeiten sowohl in biologischen wie in psychologischen Kreisen lebhaften Eindruck gemacht und vielfachen Widerhall gefunden, und man könnte angesichts dieses weitverbreiteten Interesses erwarten, daß bezüglich der grundsätzlichen Möglichkeit einer solchen Parallelisierung und ihrer eventuellen wissenschaftlichen Tragweite die Ansichten bereits eine größere Klärung erfahren haben. Aber die Vergleichbarkeit der beiden Erscheinungsreihen Glied für Glied einer genauen Prüfung zu unterziehen, diese eigentliche Grundfrage nach der logischen Durchführbarkeit der Parallele ist bisher umgangen worden. In der vorliegenden Schrift wird nun vom Standpunkt des Biologen aus dieser Grundfrage und einigen damit im Zusammenhang stehenden Problemen näher getreten.

Die Entstehung des Lebendigen. Von Prof. Dr. **Ernst Schwalbe**, Direktor des patholog. Instituts der Universität Rostock. (Abdruck aus „Naturwissenschaftliche Wochenschrift", Neue Folge, Band 11.) 1914. Preis: 80 Pf.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Schriften von Professor Dr. **Ernst Haeckel** in Jena:

Die Naturanschauung von Darwin, Goethe und Lamarck. Vortrag, in der ersten öffentlichen Sitzung der 55. Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte zu Eisenach am 18. September 1882 gehalten. Preis: 1 Mark 50 Pf. (Vergriffen.)

Ziele und Wege der heutigen Entwicklungsgeschichte. 1875. Preis: 2 Mark 40 Pf.

Metagenesis und Hypogenesis von Aurelia aurita. Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte und zur Teratologie der Medusen. Mit 2 Tafeln. (gr. Fol.) 1881. Preis: 5 Mark 50 Pf.

Biologische Studien. Zweites Heft. **Studien zur Gastraea-Theorie.** Mit 14 Tafeln. 1877. Preis: 12 Mark. (Das erste Heft erschien bei W. Engelmann, Leipzig.)

Monographie der Medusen. Zwei Teile. 1880/81. (gr. Fol.)
Erster Teil: **Das System der Medusen.** Mit einem Atlas von 40 Tafeln. Preis: 120 Mark.
Zweiter Teil: 1. Hälfte: **Die Tiefsee-Medusen der Challenger-Reise.**
2. Hälfte: **Der Organismus der Medusen.** Mit einem Atlas von 32 Tafeln und mit 8 Holzschnitten. Preis: 45 Mark.

System der Siphonophoren auf phylogenetischer Grundlage entworfen. (Sep.-Abdr. a. d. Jenaischen Zeitschrift für Naturwissensch., 22 Bd.) 1888. Preis: 1 Mark 20 Pf.

Ursprung und Entwicklung der tierischen Gewebe. Ein histogenetischer Beitrag zur Gastraea-Theorie. (Sep.-Abdr. a. d. Jenaischen Zeitschrift f. Naturwissensch., 18. Bd. N. F. 11. Bd.) 1884. Preis: 2 Mark.

Plankton-Studien. Vergleichende Untersuchungen über die Bedeutung und Zusammensetzung der Pelagischen Fauna und Flora. 1890. Preis: 2 Mark. (Vergriffen.)

Über die Biologie in Jena während des **19. Jahrhunderts.** Vortrag, gehalten in der Sitzung der medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft am 17. Juni 1904. (Sep.-Abdr. a. d. Jenaischen Zeitschr. f. Naturwissensch., Bd. 39, N. F. Bd. 32) 1905. Preis: 50 Pf.

Alte und neue Naturgeschichte. Festrede zur Übergabe des phyletischen Museums an die Universität Jena bei Gelegenheit ihres 350jährigen Jubiläums am 30. Juni 1908. Preis: 60 Pf.

Unsere Ahnenreihe (Progonotaxis hominis). Kritische Studien über phyletische Anthropologie. Festschrift zur 350jährigen Jubelfeier der Thüringer Universität Jena und der damit verbundenen Übergabe des phyletischen Museums am 30. Juli 1908. Mit 6 Tafeln. (Fol.-Form.) 1908. Preis: 7 Mark.

Inhalt: Phyletische Prolegomena: Ziele und Wege der Progonotaxis. I. Erste Strecke unserer Progonotaxis: Protisten-Ahnen (1.—5. Stufe). (Archozoisch.) Von den Moneren bis zur Blastaea. — II. Zweite Strecke unserer Progonotaxis: Invertebraten-Ahnen (6.—11. Stufe). (Archozoisch.) Von der Gastraea bis zum Chordonier. — III. Dritte Strecke unserer Progonotaxis: Monorrhinen-Ahnen (12. bis 15. Stufe). (Archozoisch.) Von den Prospondylien bis zu den Cyclostomen. — IV. Vierte Strecke unserer Progonotaxis: Anamnien-Ahnen (16.—20. Stufe). (Paläozoisch.) Von den Selachiern bis zu den Reptilien. — V. Fünfte Strecke unserer Progonotaxis: Mammalien-Ahnen (21.—23. Stufe). (Mesozoisch.) Von den Monotremen bis zu den Mallotherien. — VI. Sechste Strecke unserer Progonotaxis: Primaten-Ahnen (24.—30. Stufe). (Känozoisch.) Von den Halbaffen bis zum Menschen. — VII. Phyletische Beiträge zur Kraniologie. — VIII. Phyletische Studien über die Menschenrassen. — Tabellen zur Progonotaxis hominis: A. Erste Hälfte unserer Ahnenreihe, ohne fossile Urkunden. B. Zweite Hälfte unserer Ahnenreihe, mit fossilen Urkunden. C. Stammbaum der Herrentiere (Phylema Primatum). — Erklärung der 6 Tafeln.

☞ Diesem Hefte liegt ein Prospekt von der Verlagsbuchhandlung von Gustav Fischer in Jena bei, betr. „Zoologische Forschungsreisen in Australien und dem Malayischen Archipel" von Prof. Dr. Richard Semon.

Druck von Ant. Kämpfe in Jena.

JENAISCHE ZEITSCHRIFT FÜR NATURWISSENSCHAFT

HERAUSGEGEBEN VON DER

MEDIZINISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN GESELLSCHAFT ZU JENA

EINUNDFÜNFZIGSTER BAND

NEUE FOLGE, VIERUNDVIERZIGSTER BAND

VIERTES HEFT

MIT 49 FIGUREN IM TEXT UND 10 TAFELN

Inhalt:

KEISER, W., Untersuchungen über die erste Anlage des Herzens, der beiden Längsgefäßstämme und des Blutes bei Embryonen von Petromyzon planeri. Mit Tafel 9—13 und 30 Figuren im Text.

LIEBE, WALTHER, Das männliche Begattungsorgan der Hausente. Mit Tafel 14—15 und 19 Figuren im Text.

LUBOSCH, W., Zwei vorläufige Mitteilungen über die Anatomie der Kaumuskeln der Krokodile. Mit Tafel 16.

PLATE, L., Untersuchungen zur Fauna Ceylons nach den Sammlungen von L. Plate. Mit Tafel 17—18.

PREIS: 22 MARK




Smithsonian Institution
APR 7 1914
National Museum

JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1914

Zusendungen an die Redaktion erbittet man durch die Verlagsbuchhandlung.
Ausgegeben am 20. März 1914.

Neue Veröffentlichungen.

Die Entstehung der Pflanzengallen verursacht durch Hymenopteren. Von Prof. Dr. **Werner Magnus.** Mit 32 Abbildungen im Text und 4 Doppeltafeln. (VIII, 160 S. gr. 8°.) 1914. Preis: 9 Mark.

In diesem Buche wird an der Hand zahlreicher neuer Untersuchungen entwicklungsgeschichtlicher und experimenteller Natur gezeigt, daß die der geltenden Theorie zugrunde liegenden Beobachtungen unrichtig oder falsch gedeutet sind. — Da diese Theorie aber zugleich eine Hauptstütze für die Lehre von den in der normalen Ontogenese mitwirkenden „organbildenden Stoffen" (Sachs, J. Loeb) ist, beanspruchen diese Untersuchungen über den engeren Kreis der Pflanzenpathologen und Zoologen heraus die Beachtung jedes entwicklungsmechanisch interessierten Biologen. — Eine Erörterung über die pflanzlichen „Hormone" und die Arbeitshypothese von in Parasiten gebildeten Antikörpern dürften das Buch aber auch für den allgemeinen Pathologen nicht bedeutungslos machen.

Die Stoffwanderung in ablebenden Blättern. Von Dr. **Nicolas Swart.** Mit 5 Tafeln. (IV, 118 S. gr. 8°.) 1914. Preis: 6 Mark.

Die vorliegende Arbeit prüft die Auswanderungstheorie, die seit der Kritik Wehmers in Mißkredit geraten war, erneut auf ihre Richtigkeit, was um so mehr geboten war, als in der Zwischenzeit einige Arbeiten erschienen sind, welche mit Berücksichtigung der Wehmerschen Einwände fast ohne Ausnahme die Richtigkeit der alten Theorie darlegten. Ganz neuerdings liegen auf diesem Gebiete noch einige mehr umfassende Untersuchungen vor. Der immer noch vorhandene Widerspruch motiviert gegenüber der Unmasse von Analysen, die schon über diese Frage vorliegen, den experimentellen Teil der vorliegenden Arbeit; sie wird dazu beitragen, abgesehen von dem Versuch zur kausalen Erklärung der analytischen Befunde, zunächst einmal die Tatsachen selbst endgültig festzustellen. Botaniker, Physiologen und Biologen werden Käufer der Schrift sein.

Exkursionsflora von Java. Umfassend die **Blütenpflanzen.** Von Dr. **S. H. Koorders.** Vierter Band: **Atlas.** I. Abteilung: Familie 1—19. Preis: 2 Mark 50 Pf.

Als eine wünschenswerte Ergänzung der in 3 Textbänden vorliegenden Exkursionsflora erschien es, einen Atlas der Arten in einfachen Abbildungen hinzuzufügen. Die hier vorliegende erste Lieferung bildet den Anfang dieses Bandes, der die Benutzung der Exkursionsflora außerordentlich erleichtern wird, denn bisher konnten von den fast 5000 javanischen Arten, die in der Flora kurz beschrieben werden, erst gegen 150 in den ersten drei Bänden abgebildet werden. Die in dieser Lieferung herausgegebenen Originalabbildungen sind meist nach Zeichnungen reproduziert worden, die nach dem zum Herbar Koorders gehörenden oder nach lebendem, von Koorders in Java gesammeltem Material angefertigt worden sind. Der Atlas erscheint in zwanglosen Lieferungen. Eine oder mehrere Lieferungen bilden eine Abteilung. Im ganzen wird der Atlas aus etwa 15 Abteilungen bestehen.

Grundzüge einer chemisch-physikalischen Theorie des Lebens. Von Dr. **Henrik Lundegårdh.** Privatdozent an der Universität Stockholm. (V, 63 S. gr. 8°.) 1914. Preis: 2 Mark.

Die chemische und physikalische Physiologie findet in dem Organismus überall Vorgänge, die den Gesetzen der Chemie und Physik folgen. Lundegårdh sucht in obiger Schrift aus diesen Tatsachen allgemeine kausale Prinzipien abzuleiten, die es dann ermöglichen, die innere Konstruktion und Arbeitsweise der Zelle (des Protoplasmas) bei Regulationen, ontogenetische Formbildung, Regeneration einigermaßen zu verstehen. Die Broschüre kann daher allen empfohlen werden, die sich für die Fortschritte der experimentellen Biologie interessieren.



Untersuchungen über die erste Anlage des Herzens, der beiden Längsgefäßstämme und des Blutes bei Embryonen von Petromyzon planeri.

Von

W. Keiser.

Mit Tafel IX—XIII und 30 Figuren im Text.

Die vorliegende Arbeit wurde unternommen, um die Herkunft der ersten Herz- und Gefäßendothelzellen und des ersten embryonalen Blutes bei Neunaugen möglichst genau festzustellen. Veranlassung dazu boten die neuen diesbezüglichen Untersuchungsergebnisse bei Amphibien und Dipneusten, wie sie von Muthmann, Mollier, Marcinowski, Greil und Mietens publiziert wurden.

Goette ist 1890 in seiner ausführlichen Arbeit über die Entwicklungsgeschichte des Flußneunauges zum Schlusse gekommen, daß Blut- und Herzendothelzellen genau wie bei der Unke auch hier entodermalen Ursprungs seien, und er weist auf die erfreuliche Übereinstimmung zwischen Amphibien und Petromyzonten in bezug auf diese Frage hin. Die oben zitierten Autoren konnten indes mit Hilfe der modernen technischen Hilfsmittel und unter Berücksichtigung jüngerer Ausgangsstadien die Herkunft des erwähnten Zellmaterials als mesodermal erkennen. Es wurde daher notwendig, auch die entsprechenden Verhältnisse bei Neunaugen einer Revision zu unterziehen.

Literaturübersicht.

a) Bildung des Herzendothels.

Shipley beschreibt 1887 die Entstehung des Herzens von Petromyzon. Es wird angelegt in einer Region, welche vorn begrenzt wird von dem Hinterende der Kiemengegend und hinten

vom Vorderrande der Leberanlage. Es liegt von Anbeginn an unmittelbar unter dem Pronephros (vgl. Taf. I von Cori 1906) und wird ontogenetisch (nach Hatta 1897) etwas später angelegt als dieses.

Am Embryo kann man schon vor Beginn der Herzbildung zwei Abschnitte erkennen, die gegeneinander gefaltet sind, einen hinteren voluminöseren, wenig differenzierten Rumpfabschnitt und einen vorderen schlankeren Kopfabschnitt. Der nach unten gerichtete Kopf liegt der Vorderwand des Rumpfteiles auf.

Das Darmrohr, welches diese sogenannte Kopfbeuge mitmachen muß, wird im innern Winkel dieser Beuge eingeknickt, wodurch im Innern der eingeknickten Stelle ein quer verlaufender Spaltraum zwischen Entoderm und Ektoderm entsteht. Dieser Spaltraum wird um so geräumiger, als das Ektoderm, welches vor der Einknickung der ventralen Darmwand (vgl. Fig. 5 von Goette) dem Darme unmittelbar auflag, sich nunmehr gerade an dieser Stelle seinerseits etwas vom Entoderm abhebt. — Shipley macht ferner darauf aufmerksam, daß diese Körperregion die Grenze bildet zwischen dem einschichtigen Vorderdarm und dem mehrschichtigen Dotterdarm des Mittelrumpfes. (In dieser Region wird unter anderem auch das Pronephros angelegt.) In dieser Gegend umwachsen die Seitenplatten des Mesoderms frühzeitig rechts und links den Darm und kommen ventral nahezu zur Vereinigung; im Mittelrumpf dagegen findet wegen der großen Dottermasse eine solche vollständige Umwachsung des Darmes zu dieser Zeit nicht statt und die Seitenplatten enden daher nach unten mit freien Rändern in seitlicher Lage. — Der oben erwähnte Spaltraum wird seitlich von den vorderen Teilen der freien Mesodermränder begrenzt, nach außen unten vom Ektoderm, nach innen oben vom Entoderm.

In diesem Spaltraum wird das Herz angelegt. Shipley macht ferner darauf aufmerksam, daß in dieser Gegend zuerst die Cölomhöhlen durch Spaltung der beiden Schichten der Seitenplatten auftreten, während dies in den hinteren Regionen viel später erfolgt. (In der Kiemengegend ist nach Goette nur vorübergehend ein spaltförmiges Cölom zu erkennen, das aber bald unter dem Einfluß der Kiementaschenbildungen verschwindet, worauf auch die Zweischichtigkeit der Seitenplatten daselbst verwischt wird.)

Die beiden bald sehr voluminösen Cölomräume der Vornierengegend werden zu den Perikardialhöhlen. Die Seitenplatten

wachsen mit ihren basalen Rändern unter dem Darm medianwärts einander entgegen und verwachsen zu einer bestimmten Entwicklungszeit zu einem ventralen Mesenterium, welches den Darm mit dem Ektoderm verbindet. Die Verwachsung erfolgt aber nur in den dorsalsten und ventralsten Partien dieses Mesenteriums, während die mittleren Teile des linken und rechten Mesodermrandes distant voneinander bleiben und einen medianen Hohlraum umschließen, die Herzhöhle. In dieser Herzhöhle eingeschlossen findet Shipley ein dünnwandiges einschichtiges Rohr, welches nichts anderes als das Endothel des Herzens repräsentiert. Das dieses Endokardrohr dorsal mit dem Darm verbindende Mesenteriumstück ist das bekannte dorsale Mesokard, dasjenige Stück, welches es mit dem Ektoderm verbindet, das ventrale Mesokard. Beide Scheidewände werden frühzeitig aufgelöst, die links- und rechtsseitigen Perikardhöhlen kommunizieren über und unter dem Herzen, welches sonst frei in der Leibeshöhle liegt. — Nach Goette wird die ganze, das innere Herzrohr umschließende Splanchnopleura anfangs zur Herzmuskulatur; erst später spaltet sie nach außen gegen die Leibeshöhle hin eine Epithelschicht ab und differenziert sich dadurch in das definitive Myokard und Epikard.

Auf die Literatur von der weiteren Umbildung des Herzens gehe ich nicht ein, sondern kehre zu derjenigen von der Bildung des Endokardrohres zurück.

Woher stammt das Endokardrohr? Shipley nimmt an, daß das Endokardrohr durch Abspaltung aus der angrenzenden Splanchnopleura entstanden sei (Shipley, Fig. 24), da er offenbar die unmittelbar vorangehenden Stadien nicht kannte. Oswjannikow (1889) ist gleicher Ansicht und hebt noch hervor, daß die Abspaltung der dünnplattigen Endokardschicht schon vor der Bildung der Mesokardien erfolge. Das Endokardrohr würde danach durch Verwachsung einer linken und rechten Rohrwandhälfte entstanden und mesodermaler Herkunft sein.

Goette beschreibt die Entstehung des Herzendothels in der Weise, daß an der Ventralseite des Darmes ein solider Kiel, welcher Vorderdarm und Leberanlage verbinde, sich vom Darm abschnüre und unter nachträglichem Hohlwerden zum Endokardrohr sich umwandle. Dieses werde sodann von den Splanchnopleurarändern umwachsen, die dorsal und ventral von ihm sich zu der Bildung der oben beschriebenen Mesokardien vereinigen. Die Herkunft des Herzendothels wäre danach eine entodermale.

Die Ansichten von Shipley, Oswjannikow und Goette stimmen in dem einen Punkte überein, daß sie das Herzendothel aus einem stets zusammenhängenden paaren oder unpaaren Zellkomplex entstehen lassen.

Hatta (1897) und Wheeler (1899) dagegen lassen das Herzendothel aus einem Haufen freier Zellen entstehen. Hatta hat allerdings die Herkunft dieser Mesenchymzellen nicht sicher feststellen können, glaubt jedoch, daß sie von den Rändern der angrenzenden Seitenplatten des Mesoderms herstammen, wo er das Freiwerden einzelner Zellen beobachtet hat.

Wheeler dagegen läßt das Endokard aus bestimmten ‚migrating and amoeboid blood corpuscles" entstehen, die von ihrem Ursprungsort, dem Dotterentoderm eingewandert sind, sich auf den Wandungen der Seitenplattenränder, die den zukünftigen Herzhohlraum umgeben, niederlassen, sich abflachen und miteinander zur Bildung der dünnen Endokardschicht verwachsen.

Mollier, zum Teil den Angaben Hattas folgend, beschreibt weiter, wie die Herzendothelzellen anfänglich zunächst in netzförmige Verbindung treten (vgl. Fig. 690 von Mollier) und erst nach und nach sich epithelial zur Bildung eines einheitlichen Endokardrohres umordnen. Hatta verneint eine anfänglich paarige Anlage des Herzrohres, wie sie z. B. von Mayer für Selachier beschrieben wurde.

b) Die erste Anlage des Bauchgefäßes und des Blutes.

Shipley schreibt, daß hinter dem Herzen, also in der Leberregion und dahinter, unter dem Darm, bald nach Anlage des Herzendothels ein Spaltraum entstehe, der sofort mit Zellen bevölkert werde, den künftigen Blutzellen. Der Spaltraum stehe mit dem Herzlumen in offener Verbindung. Wörtlich sagt er über die Herkunft der Blutzellen: „At first I was inclined to think, that these cells were budded off from the yolk cells, but more careful observation has led me to believe that they originate from the free edge of the lateral plates of the mesoblast ... These corpuscles are oval with large nuclei, and they usually contain at first one or two yolk granules which they soon absorb." Den Spaltraum läßt er nach und nach rings vom Mesoblast umwachsen und so die einheitliche Subintestinalvene, das Bauchgefäß des Rumpfes als einen von der Splanchnopleura röhrig umschlossenen Hohlraum entstehen. — Ihrer Lage nach würde die Subintestinalis nach dieser Beschreibung

im ventralen Mesenterium liegen, genau so wie das Herz, dessen kaudale Fortsetzung sie darstellte.

Goette bringt den Nachweis, daß das erste embryonale Blut ausschließlich im Bezirke ventral und ventrolateral vom Mitteldarm angelegt werde, also im Gebiete der Subintestinalis; das Herz und alle übrigen embryonalen Gefäße werden hohl angelegt und enthalten anfänglich kein Blut. (Im Gegensatz zu der Blut-bildenden anfänglich soliden Stammvene vieler Teleostier, vgl. z. B. die sehr eingehenden Arbeiten von Swaen und Brachet, 1900 und 1902.) Erst später, nachdem die Blutzellen von hinten in das nun zu pulsieren beginnende Herz eingedrungen sind, erscheinen Blutzellen nach und nach auch in den übrigen Gefäßen. — Bezüglich der Herkunft des Blutes stimmt Goette zwar mit Shipley darin überein, daß das Blut im Gebiete der Subintestinalvene entstehe („unmittelbar hinter der Leberanlage und weiter rückwärts“), ferner, daß es sich kurz nach der Anlage des Herzens bilde. Er verlegt aber den Ursprung des Blutes ins Entoderm, dessen „oberflächliche Zellen durch rasche Teilungen in kleine, aber großkernige kugelige Zellen zerfallen“. Für die entodermale Abstammung des Blutes führt er folgende Gründe an:

1. findet er die Blutzellmasse anfänglich im Zusammenhang mit dem Urdarm;

2. hält er eine Abstammung der kugeligen Blutzellen von den abgeplatteten Zellen der stets zugeschärften Ränder der Seitenplatten für ausgeschlossen;

3. „außerdem nimmt die hinter der Leber noch ganz niedrige Anlage der Blutmasse rückwärts an Höhe zu, während die Seitenplatten in demselben Maße sich nach oben zurückziehen.“

Die morphologischen Verhältnisse des Bauchgefäßes schildert Goette nicht in so einfacher Weise wie Shipley. Er läßt nicht die blutbildende Subintestinalis anfänglich direkt ins Herz einmünden wie dieser, und erst nachträglich die Leberanlage mit ihren Divertikeln in das breite Gefäß von oben hineinwachsen und das einheitliche Lumen des Gefäßes in zahlreiche Einzelgefäßlumina teilen. Er läßt vielmehr die eigentliche Subintestinalis des Rumpfes von hinten herkommend nur bis an den Hinterrand der Leber verlaufen. Ihre kraniale Fortsetzung sind aber nach ihm zwei Blutlakunen, welche zur Zeit ihrer Entstehung an der schon mehrfach eingebuchteten Leberanlage nach vorn emporsteigen und in das Herz münden. Die Subintestinalis und diese

Blutlakunen der Lebergegend sind nach Goette zur Zeit ihrer Anlage endothelfrei mit Ausnahme der vordersten Partie, wo das Herzendothel in sie hinein sich fortsetzt. Das Blut dringt von diesen Lakunen aus in alle feinen Falten der Leber ein. Aus den Leberlakunen gehen die linke und rechte Darmlebervene hervor, welche die Subintestinalis mit dem Herzen verbinden. Die Darmlebervenen erhalten nach und nach ihr Endothel, worauf sich dieses auch in die feinen Blutkanälchen an der Leberoberfläche fortsetzt und das Kapillargefäßnetz der Leber liefert. — Die linke Lebervene atrophiere und von der rechten atrophiere das Mittelstück. Die kaudale Wurzel der letzteren führe das Blut der Subintestinalis von hinten nach vorn in das interstitielle Gefäßnetz der Leber; das kraniale Ende führe das Blut aus diesem Gefäßnetz in den Sinus venosus des Herzens.

Hatta (1908) findet bei Embryonen mit vier ausgebildeten Viszeralbuchten das Herzendothel schon angelegt, und statt einer Gefäßfortsetzung nach hinten daselbst unter der Leberanlage „die Gefäßzellen in einen Zellularstrang gruppiert, der an der ventralen Mittellinie derselben“ (Leberanlage) „angeheftet ist“. Hinter der Leberanlage spaltet sich dieser Strang in zwei Schenkel, die nun lateral vom Darm zu liegen kommen.

Mit der Verlängerung des Speiserohres sah er im Laufe der Entwicklung das unpaare Stück des Zellularstranges scheinbar nach vorn sich verlagern und daselbst den Sinus venosus anlegen. Aus dem paarigen Teil des Zellularstranges entstehen die beiden Venae omphalomesentericae, die durch das basale Wachstum der Leber über die Seitenränder derselben emporgehoben worden sind und nun in Längsfurchen zu beiden Seiten des Leberstieles verlaufen, um hinter der Leber wieder abwärts zu steigen und „in ihre auf den beiden lateralen Darmwänden befindlichen paarigen hinteren Fortsetzungen überzugehen, welche nach ziemlich langem kaudalem Verlaufe verschwinden“. Die Lage der Lebervenen am Darme in den hinteren Körperregionen wird eine immer höhere, bis sie schließlich fast gleich hoch liegen wie die Aorta.

Hatta beschreibt im ferneren Lakunen, welche zunächst ventral unter der Leberanlage entstehen und nach den Seiten hin in Verbindung sind mit den Lebervenen. Im Laufe der Entwicklung dehnen sie sich in der ganzen Länge des Darmes nach hinten aus, indem sie gleichzeitig die Lebervenen durch offene Kommunikationen verbinden und mit ihnen zusammen die abgeplattete, aber stark verbreiterte ursprüngliche Subintestinalis repräsentieren.

Die Zellelemente, welche anfänglich diese Lakunen ausfüllten, sollen die Blutelemente liefern. (Hatta berührt die Frage nicht, ob sie entodermalen oder mesodermalen Ursprungs seien.) — Bezüglich der Umbildungen der Lebervenen in der Lebergegend stimmen Hattas Befunde mit denjenigen Goettes überein. — Hinter der Leber entsteht später nach Hatta die unpaare definitive Subintestinalis des Ammocoetes durch Verwachsen beider Venae omphalomesentericae mit ihren hinteren Abschnitten.

Molliers Untersuchungen beziehen sich lediglich auf die Entstehung des Blutes. Auf allen seinen Abbildungen sind überall deutlich die paarigen großlumigen Venae omphalomesentericae in der von Hatta beschriebenen Lage zu finden. Während Hatta einen Zellularstrang von Gefäßzellen beschreibt, beschreibt Mollier einen Blutzellenstrang; beide scheinen indes in ihrer Form und Lage nach den Beschreibungen übereinzustimmen, indem beide vorn unpaar unter der Leberanlage liegen, nach hinten bifurkieren und seitlich am Darm verlaufend, sich unter Verjüngen nach hinten verlieren. — Hatta gibt leider keine Schnittbilder von diesen jungen Stadien wieder und läßt aus diesen Strängen unter anderem die Gefäßzellen der Venae omphalomesentericae entstehen.

Die Zellstränge, wie sie Mollier beschreibt, liefern dagegen zum großen Teile Blut. Wenn Mollier auch sehr zurückhaltend ist in seinen Deutungen bezüglich der Herkunft dieser, dem Darm anfänglich innig auf-, ja eingelagerten Blutstränge, so kommt er doch zum Schlusse, daß sie sich aus dem Entoderm abspalten, ähnlich wie er auch für die auf dem Dotter ausgebreitete dünne Mesodermlamelle der Seitenplatte eine Delamination von der Dottermasse annimmt. Aus den Zellen der Blutmasse läßt er nicht bloß Blutzellen entstehen, sondern auch Zellen, entgegen der Ansicht Hattas, die die Seitenplatten ventral durch sekundäres Anlagern ergänzen, und ferner einzelne Gefäßzellen. Nach der Auflockerung der Blutstränge findet er dann auch an ihrer Stelle geräumige Blutlakunen, in denen vereinzelte Gefäßzellen sich an den Wandungen angesiedelt haben. Er schreibt aber, daß aus dem lakunären Netz am Dotter (ventrale Lakune und seitliche Spaltlücken) überhaupt kein dauerndes Gefäßsystem sich entwickle, daß dasselbe vielmehr nach einiger Zeit wieder mit der raschen Verkleinerung des Dotters verschwinde, nachdem die Blutzellen in die übrigen echten Körpergefäße abgeschwemmt worden sind.

c) Entwicklung des Truncus arteriosus.

Nach Shipley entsteht das Endothelrohr des Truncus („ventral aorta“) durch Abspalten aus dem Mesoblast der Kiemenregion. Ventromedial zum Darm verläuft der Truncus vom Herzrohr, aus dem er seinen Ursprung nimmt, nach vorn bis zur Thyreoidea. Hier gabelt er sich und zieht seitlich von dieser Drüsenanlage kranialwärts weiter, bis er im vordersten Kiemenbogengefäßpaar endigt. An seinen Seiten entwickeln sich nach und nach die verschiedenen Kiemenbogengefäße.

Hatta ist der einzige Autor, der außer Shipley über die Entstehung des Truncus Auskunft gibt. Zeitlich reicht seine erste Anlage zurück auf Embryonalstadien mit vier Viszeralausbuchtungen. Hier findet er als erste Anlage dieses Gefäßes, zu einer Zeit, wo das Herzendothelrohr schon nahezu fertig angelegt ist, unter dem Kiemendarm zwischen den Seitenplattenrändern zerstreute Zellgruppen. (Später spricht er auch von einem Zellularstrang in diesem Raume.) Aus diesen Zellgruppen wird im folgenden Stadium das Endothelrohr des geräumigen Truncus gebildet. Woher die Zellen stammen, gibt er nicht an.

d) Anlage der Aorta und der Quergefäße.

Goette schreibt von der Aorta, daß sie aus dem interstitiellen Bindegewebe entstehe, welches zwischen Subchorda und Darm zwischengelagert sei. Die medial gelegenen Hohlräume vereinigen sich zu einem einheitlichen zentralen, welcher nach und nach von den umliegenden Zellen epithelial umwandet werde. So entstehe ein anfänglich netzartig durchbrochenes abgeplattetes Endothelrohr, das sich erst im Laufe der Zeit nach außen vollständig schließe. Das so gebildete Aortaendothelrohr zeichne sich vor andern Gefäßen durch ein wenigstens anfänglich dickeres Endothel aus.

Nach Hatta erstreckt sich bei Embryonen mit vier Viszeralausbuchtungen die Körperregion, wo das Dorsalgefäß zuerst angelegt wird, von der Trigeminusgegend bis zum vorderen Abschnitt des Mitteldarmes. Unter den Glossopharyngeusganglienleisten gabelt es sich in die zwei Carotiden. 2—3 Tage später, zur Zeit des Ausschlüpfens des Embryos, sind die Carotiden weiter kranialwärts gewachsen; nach hinten hat sich die unpaare Aorta bis zur Analgegend verlängert. — Kurze Zeit darauf setzt sich die Gefäßbildung des dorsalen sowie auch des ventralen Längs-

gefäßes nach HATTA auf die Schwanzregion fort, wo die Gefäßbildung in normaler Weise erfolge.

Nach HATTAS Angaben wird von den darmumspannenden Quergefäßen als erstes Paar der geräumige Ductus Cuvieri zu beiden Seiten der Leberanlage angelegt. Er verbindet nach HATTA ursprünglich das Bauchgefäß mit dem Rückengefäß und wird erst sekundär zugleich mit der Bildung der Kardinalvenen von dem letzteren abgeschnürt. In seiner Nähe legt sich noch ein zweites solches Quergefäßpaar sehr früh an.

GOETTE hat die von HATTA beschriebene ursprüngliche Verbindung des Ductus Cuvieri und jenes zweiten Quergefäßpaares mit der Aorta nicht gesehen und faßt diese beiden Quergefäßpaare als seitliche Fortsetzung der Lebervenen auf.

Nach den Angaben HATTAS treten außer den beiden Ductus Cuvieri von den Quergefäßen zuerst die Kiemenbogengefäße auf. — Nach SHIPLEY gibt der unpaare Abschnitt des Truncus drei, der paare fünf Kiemenbogengefäße ab (vgl. SHIPLEY, Fig. 27 und 28; ferner CORI, Taf. I). Nach CORI und HATTA würde der erste echte Kiemenbogen von Petromyzon (weil vom Nervus facialis innerviert) dem Hyoidbogen der Selachier entsprechen resp. sein Gefäß dem Hyoidbogengefäß derselben, das Gefäß im davorliegenden Velum dagegen das Mandibularbogengefäß vertreten.

Hinter der letzten Kiementasche fand SHIPLEY kein Gefäß mehr. CORI hat hier dagegen noch ein weiteres neuntes Gefäß nachweisen können.

Nach HATTA entsteht zuerst das Gefäß des ersten Kiemenbogens (Hyoidbogens); dann der Reihe nach, von vorn nach hinten, alle übrigen. Gleichzeitig mit den Gefäßen des zweiten und dritten Kiemenbogens entwickeln sich aber auch zwei weitere Quergefäßpaare vor dem Hyoidbogen, das schon genannte Gefäß im Velum (Mandibularbogengefäß) und noch ein weiteres, unmittelbar vor der Stomodaeumeinstülpung, aus dem HATTA die Facialarterie entstehen läßt.

Weitere Quergefäße im prästomialen Kopfteile beschreibt von späteren Stadien CORI.

Die Kiemenbogengefäße sensu stricto legen sich nach HATTA unmittelbar über dem Darmepithel an. Sie entstehen nach ihm aus Gruppen von Gefäßzellen, welche zwischen den Mesodermsäckchen und dem Entoderm eingekeilt sind.

Auf die Branchiomere folgen nach HATTA die sechs Nephromere und zwischen und hinter diesen ist je ein Quergefäßpaar

entwickelt. — So entstehen sechs Gefäßpaare, von denen das fünfte häufig mit dem fünften Nephromer zusammen frühzeitig atrophiert. — Diese Gefäße verlaufen indes mit Ausnahme des hintersten nur von der Aorta zur Vorniere hin. Jene fünf ersten liegen dem Darme nicht unmittelbar auf, sondern sind von ihm durch eine mediodorsale Falte des Peritoneums getrennt, legen sich also nach Hatta retroperitoneal an. So kommt natürlich auch keine Verbindung mit dem Ventralgefäß zustande. Nur das letzte Gefäßpaar verläuft wieder zwischen Darm und Viszeralblatt von der Aorto aus abwärts, ohne daß indes eine unmittelbare Verbindung mit dem Ventralgefäß vom Autor gefunden werden konnte. — Hatta sieht in den Vornierengefäßen Derivate gewöhnlicher Quergefäße im Sinne Paul Mayers. Er glaubt mit Rücksicht auf ihre segmentale Anordnung und durch Vergleich mit dem folgenden sechsten Gefäßpaar, daß nur die unter dem Einfluß der Pronephrosanlage frühzeitig mediodorsal vorgeschobene Gekrösefalte die ursprünglichen Quergefäße bei ihrer Bildung gegen die Vorniere hin abgelenkt habe. — Der linke Ast des sechsten Gefäßpaares obliteriert frühzeitig nach Hatta, wogegen der andere Ast zur Wurzel der Arteria mesenterica wird. — Auch die Quergefäße im Rumpfe sollen nach Hatta intersegmental angelegt werden.

Bezüglich der Bildung der übrigen Gefäße verweise ich auf Hatta nnd Cori.

Gewinnung und Verarbeitung des Materials.

Herkunft[1]): Die Geschlechtsreifen Neunaugen wurden vom 5.—8. Mai 1911 in Uznach im Speerkanal gefangen. (Die Neunaugen leben im Züricher Obersee und steigen zur Laichzeit in die untersten Teile der Zuflüsse hinauf.) Der Speerkanal führt zu jener Jahreszeit noch Schneewasser. Vom Momente des ersten Beobachtens der Fischchen im Kanal (bei der Uznacher Brücke) bis zum Zeitpunkt der Beendigung der Eierabgabe vergingen nur 5 Tage. (Nach den anatomischen Untersuchungen zu schließen, erfolgt die Eierabgabe nicht auf einmal, sondern portionsweise.)

1) Herr Prof. Dr. A. Lang stellte mir zu Beginn meiner Untersuchungen Material von Neapel gütigst zur Verfügung; es gelang mir dann aber, eigenes Material, welches ich fast ausschließlich für die vorliegende Arbeit benutzte, zu gewinnen.

Die Eier wurden künstlich befruchtet. Die Geschlechtsprodukte stammten von 14 Neunaugen.

Dem verstorbenen Herrn Prof. HEUSCHER verdanke ich die Angabe der Fundstelle. — Aufrichtigen Dank sage ich an dieser Stelle den Herren Gebr. SRÄULI, Apotheker in Uznach, welche mir für mehrere Wochen ein Laboratorium mit fließendem Wasser zur Verfügung stellten, woselbst ich die Eier züchten und fixieren konnte.

Über die Konditionen der Umgebung der Fischbrut ist folgendes mitzuteilen:

Die Zimmertemperatur war annähernd konstant 17° C, die Temperatur des Wassers schwankte in den Gefäßen von 12—14° C. Unter diesen Verhältnissen erfolgte das Ausschlüpfen aus der Eihülle 21—22 Tage nach der Befruchtung. (In Königsberg nach v. KUPFFER in 16—17 Tagen, in Neapel schon am 8. Tage.) Eine solche Verlangsamung in der Entwicklung ist natürlich von eminentem Vorteil zur Gewinnung eines möglichst kompletten embryologischen Materials, da unter solchen Umständen viel weniger leicht wichtige Entwicklungsstadien bei der Fixation übergangen werden.

Fixation: Kurz nach dem ersten Auftreten des Gastrulationsvorganges, d. h. vom Alter von 200 Stunden an, fixierte ich Tag und Nacht bis zur Zeit des Ausschlüpfens der ersten Embryonen alle 2—2½ Stunden eine Portion Eier, nachdem ich dieselben jeweilen vorher unter dem Mikroskop kontrolliert hatte. Vom Momente des Ausschlüpfens an wurden die regelmäßigen Fixationen sistiert. Als Fixierungsflüssigkeit diente konzentriertes Sublimat mit einem Gehalt von 2% Eisessig. Die Embryonen wurden bis zum Alter von 18 Tagen mitsamt der Eihülle fixiert; von da an zunächst lebend herauspräpariert und erst dann getötet. Die Fixation der Eier mit den sehr dünnen Eihüllen hat für das histologische Bild keine Nachteile zur Folge gehabt.

Konservierung: Nach der Fixation wurden die Objekte allmählich in steigendem Alkohol entwässert (je eine halbe Stunde in den niederen Alkoholen). Im 80%igen Alkohol blieben sie 2 Monate liegen, wurden hierauf in absoluten Alkohol und zur definitiven Aufbewahrung in reines Zedernöl übergeführt.

Verarbeitung: Die angewandte Doppeleinbettung mit Zelluloidin-Paraffin erwies sich als vorteilhaft.

Bezüglich der Färbungsmethoden ergab die Eisenhämatoxylinfärbung nach HEIDENHAIN die besten Resultate, ob-

gleich die Dotterplättchen sehr dunkel gefärbt wurden, die Schnitte infolge von deren großer Zahl sehr unschön aussahen und bei größerer Schnittdicke viele Zellkerne durch sie verdeckt wurden. Um diesem Übelstande möglichst abzuhelfen, wurden fast lauter Serien von nur 4 μ Schnittdicke angefertigt, wodurch pro Schnitt die Zahl der Dotterplättchen sehr vermindert wurde. Die Hämalaunstückfärbung kombiniert mit Methylorangeschnittfärbung hat auch recht gute Resultate geliefert. Dagegen haben die meisten anderen Färbungsmethoden mehr oder weniger versagt, sowohl Kern- wie Plasmafärbungen, so namentlich diejenigen mit den verschiedenen Karminen, Boraxkarmin, Pikrokarmin usw.[1]). Immerhin konnten so gefärbte Präparate zur Kontrolle der Hämatoxylinfärbungen verwendet werden.

Entwicklung der Eier.

Die Furchung ist holoblastisch. Am 7. Tage beginnt die Gastrulation, am 9. Tage tritt die Neuralfurche auf und am 10. Tage nimmt die Mesodermbildung ihren Anfang. Die ersten Herzendothelzellen werden am 16. Tage sichtbar, etwas vorher schon freie Blutzellen und kurze Zeit später die ersten Aortazellen. Am 19. Tage pulsierte bei einzelnen Exemplaren das Herz, am 21. und 22. erfolgte das Ausschlüpfen aus der Eihülle.

Erste Entwicklung der Seitenplatten des Mesoderms.

Mit der Beschreibung, kurz nach ihrer Entstehung beginnend, verfolgen wir ihre Ausbreitung nach abwärts. Eigentümliche Bildungen auf der Ventralseite des Embryos zwischen dem Ektoderm und dem Entoderm einerseits und den beiden Seitenplatten des Mesoderms andererseits werden uns in der Folge besonders interessieren, da wir dann hier die Entstehung des Herzens, des Bauchgefäßes und des Blutes verfolgen können.

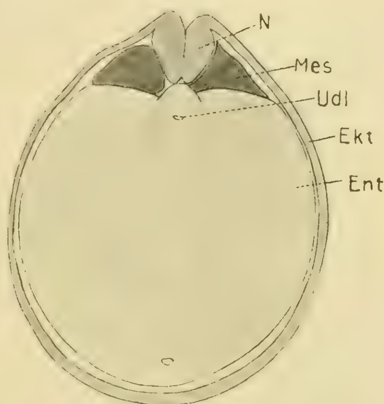
Nachdem sich das Mesoderm von Chorda und Entoderm abgeschnürt hat, liegt es in der dorsalen Körperregion als paariger Zellstrang zu beiden Seiten des Urdarms (Textfig. 1 mit Detail Taf. XIII, Fig. 24). Ein solcher Mesodermstrang hat auf dem Querschnitt ungefähr die Form eines Dreieckes, der mit seiner kleinsten Seite dem Neuralstrang und der Chorda anliegt, mit

---

1) Vermutlich infolge des zu langen Aufenthaltes der Objekte in 80 % igem Alkohol.

seiner größten gegen das Ektoderm sich aufwölbt und mit seiner mittleren als Basis dem Dotterdarm schief laterodorsal aufliegt.

Infolge fortgesetzter Zellteilungen im Mesoderm zeichnet sich dieses bald durch seine viel kleineren und etwas dotterärmeren Zellen vom Entoderm aus, ferner bei reiner Eisenhämatoxylinfärbung durch eine schwach bläuliche Tönung des Cytoplasmas, während die Entodermzellen bei dieser Färbung ein farbloses, glashell durchsichtiges Cytoplama aufweisen. Auch die Dotterplättchen sind durchschnittlich etwas kleiner als im Entoderm (Taf. XIII, Fig. 24). Diese Eigenschaften hat übrigens das Mesodem auch mit allen anderen Geweben gemein, die im Gegensatz zum Entoderm sich rascher differenzieren und daher ihren Dottergehalt viel früher aufzehren.



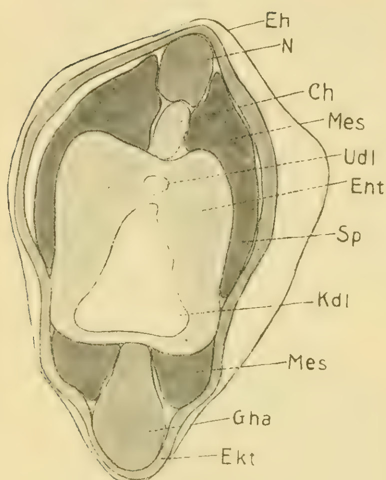
Textfig. 1. Petromyzon pl. 259 Stunden. Querschnitt durch den Rumpf. Vergr. 49 : 1. Erklärung der Bezeichnungen siehe Figurenerklärung am Schluß.

Die untere Außenkante der Mesodermstränge ist es nun, die sehr bald zwischen Ektoderm und Entoderm hinabwächst und zur Seitenplatte wird (Taf. IX, Fig. 1), während die mehr medianen Partien Myotom und Nephrotom bilden. Das Auswachsen der Seitenplatten erfolgt durch Strecken der Zellelemente in dorsoventraler Richtung unter gleichzeitig starker Abplattung und durch lebhafte Zellteilung mit tangentialen dorsoventral gerichteten Spindeln (Taf. IX, Fig. 2). Für die folgenden Erörterungen kommt nur die Seitenplatte in Betracht:

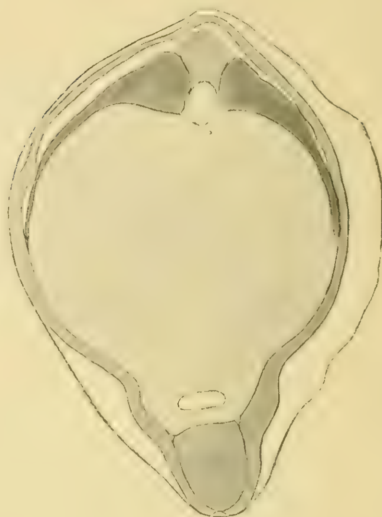
Die Mesodermbildung im allgemeinen schreitet bekanntlich von hinten nach vorn fort, während dagegen die Differenzierung des Mesoderms von vorn nach hinten stattfindet.

In einem gewissen Stadium vom 14.—15. Tage sind die Seitenplatten des Mesoderms, namentlich in der Region unmittelbar vor der Leber, schon auf die Hälfte der lateralen Darmwand herabgewachsen (Textfig. 3), während sie weiter vorn im Kopf nur bis auf ein Drittel Höhe herabreichen (Textfig. 2, obere Hälfte), und in ihrer vordersten Anlage noch in Form der ursprünglichen Stränge laterodorsal dem Kopfdarm aufliegen (Textfig. 2, untere

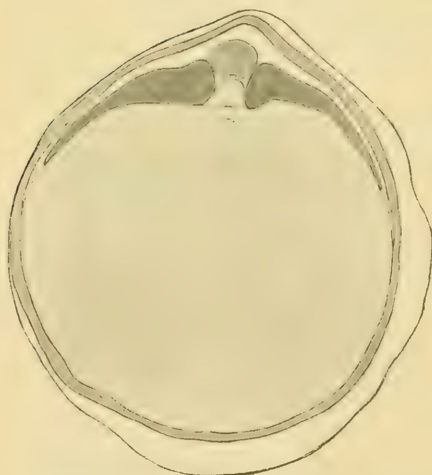
Textfig. 2.



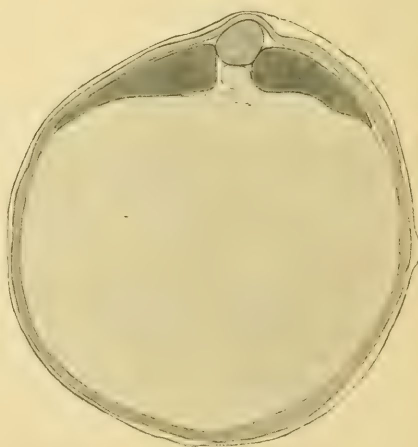
Textfig. 3.



Textfig. 4.



Textfig. 5.



Textfig. 2. Petromyzon pl. 282 Stunden. Doppelquerschnitt durch den Vorderköper (Kopfbeuge). Vergr. 63 : 1.

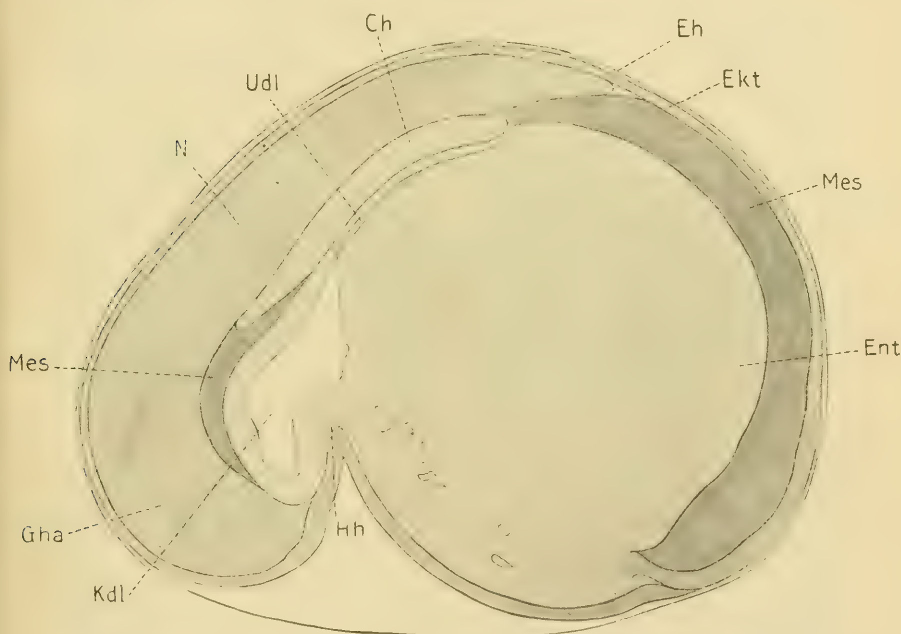
Textfig. 3. id. Querschnitt durch Vorderrumpf. Vergr. 63 : 1.

Textfig. 4. id. Querschnitt durch Mittelrumpf. Vergr. 63 : 1.

Textfig. 5. id. Querschnitt durch Hinterrumpf. Vergr. 63 : 1.

Hälfte). (Infolge der Kopfbeuge ist auf Textfig. 2 das Neuralrohr vom Schnitte zweimal quer getroffen.) In der hinteren Lebergegend ziehen sich die Seitenplatten ebenfalls dorsalwärts zurück und reichen weiter hinten im Mittelrumpfe nur auf ein Drittel Höhe hinab (Textfig. 4) und im Hinterrumpfe finden wir noch den beinahe undifferenzierten dorsalen Strang von dreieckigem Querschnitte vor (Textfig. 5).

Wir verfolgen zunächst nur die Weiterentwicklung der Seitenplatten in der Region unmittelbar vor der Leberanlage. Hier wird das Herz angelegt:



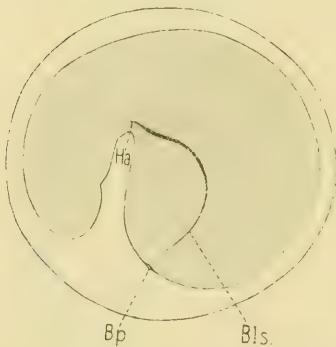
Textfig. 6. Petromyzon pl. 307 Stunden. Sagittalschnitt. Vergr. 67 : 1.

Die Herzanlage.

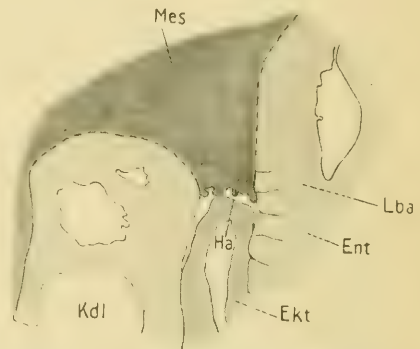
Auf dem Medianschnitt gesehen handelt es sich um diejenige Stelle, wo der vielschichtige Dotterdarm in den einschichtigen Kopfdarm übergeht. Diese Stelle ist durch eine starke Beuge des Darmes charakterisiert, entsprechend der Kopfbeuge des Embryos (Textfig. 6, Taf. X, Fig. 12 und Textfig. 7 bei *Ha*). Hier in der Bucht zwischen Kopfdarm und Leberanlage entsteht zwischen Ektoderm und Entoderm nach und nach ein quer verlaufender Spaltraum. Gegen diesen Spaltraum wachsen auf den

Seiten zwischen Ektoderm und Entoderm die Seitenplatten hinab und begrenzen ihn somit lateralwärts (Textfig. 12 und 8). Es kommt indes vorläufig nicht zur ventralen Vereinigung des links- und rechtsseitigen Mesoderms, sondern der Spaltraum bleibt für einige Zeit als solcher bestehen, bevölkert sich dagegen nach und nach mit freien Zellen, die in einem die Höhlung ausfüllenden Serum flottieren. Die zuerst beobachtete freie Zelle von einem 362 Stunden alten Embryo gibt Fig. 13, Taf. X, auf einem Sagittalschnitte wieder.

Über die Herkunft dieser freien Zellen geben Querschnittserien vorzüglichen Aufschluß. Das aus kubischen Zellen bestehende Ektoderm ist überall scharf konturiert, nirgends treten Zellen aus. Die beobachteten Mitosen verlaufen ausschließ-



Textfig. 7. Petromyzon pl. 353 Stunden. Vergr. ca. 35 : 1, schematisch.



Textfig. 8. Petromyzon pl. 362 Stunden. Seitlicher Sagittalschnitt durch die Herzregion. Vergr. 90 : 1.

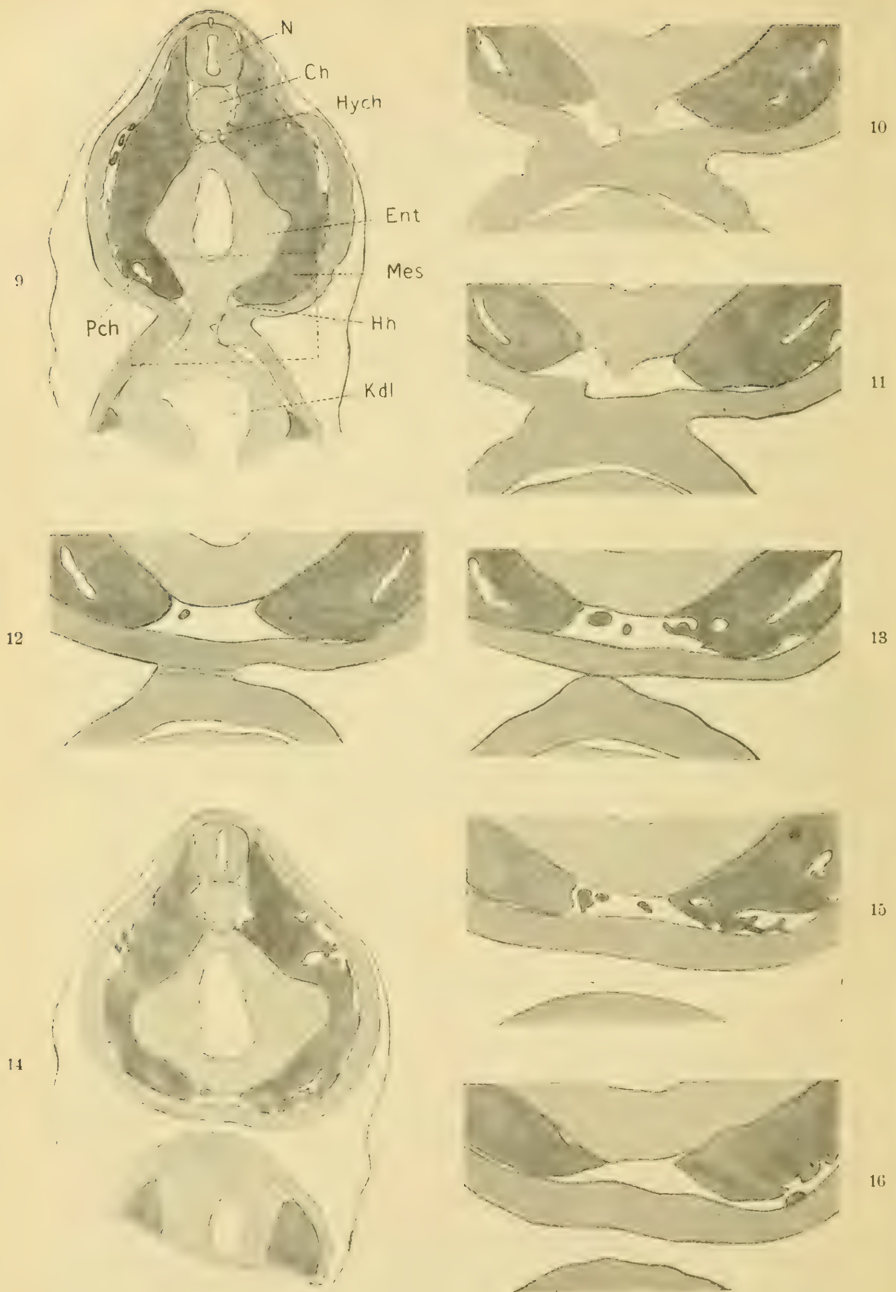
lich tangential. Das Entoderm seinerseits ist in dieser Gegend ebenfalls durchwegs scharf konturiert (vergl. Sagittalschnitt Taf. X, Fig. 13). Es besteht hier aus lauter großen hochzylindrischen Zellen, die im vorderen Teile einschichtig, im hinteren Teile zweizeilig bis zweischichtig gelagert sind. Die Zellen sind im allgemeinen zu groß, um durch einfaches Austreten aus ihrem Verbande die sehr kleinen freien Zellen liefern zu können; auch enthalten sie viel mehr und etwas größere Dotterplättchen als diese. Die Kerne differieren wenig in ihrer Form; indes dürften die Entodermkerne etwas voluminöser sein und etwas weniger Chromatin enthalten als die Kerne der freien Zellen. Mitosen mit radial gestellter Spindel, die durch ihre randständige Lage ein Abgeben freier Zellen in den erwähnten Spalt-

raum vermuten ließen, konnten im Entoderm keine beobachtet werden.

Was das direkte Austreten freier Zellen aus dem Entodermverbande nach dem erwähnten Spaltraume hin anbetrifft, hält es allerdings schwer, dies absolut für alle Fälle auszuschließen. Es treten auch bei guten Serien bisweilen Spalten an der Oberfläche des Entoderms auf, wo eventuell Zellen ausgetreten sein könnten (vergl. Taf. X, Fig. 12). Doch kommen solche zweifelhafte Fälle in den zahlreichen untersuchten Exemplaren nur vereinzelt vor. Auch ist es nicht ausgeschlossen, daß solche Zellen ausgestoßene, absterbende Entodermzellen sind, obschon ich degenerierende Zellen nicht auffinden konnte; bei der relativen Seltenheit ihres Vorkommens ist es aber leicht möglich, daß im Verfall begriffene Zellen der Beobachtung entgingen. Diese eventuellen vereinzelten Fälle einer Zellabgabe von Seiten des Entoderms treten aber weit zurück hinter der Freizellbildung einer dritten Gewebeschicht.

Diese dritte Gewebeschicht, das Mesoderm, schnürt nun tatsächlich an ihrem unteren Rande freie Zellen ab. Zu dieser Zeit tritt in den Seitenplatten in der untersten Partie schon ein kleiner Spaltraum auf zwischen Somatopleura und Splanchnopleura, als erste Anlage der bald sehr voluminös werdenden Perikardialhöhlen (Textfig. 9—15). Auf einigen Serien sind zu dieser Zeit sehr zahlreiche Mitosen zu beobachten, die sowohl in der Splanchnopleura als auch in der Somatopleura auftreten, und zwar namentlich am ventralen Rande. Diese Mitosen sind indes mehr als Kennzeichen eines vorbereitenden Vermehrungsstadiums der Verbandzellen zu betrachten, als daß von je zwei Teilzellen schon jetzt die äußere abgeschnürt und zu einer freien Zelle würde; dieser letztere Prozeß kann indes auch vereinzelt beobachtet werden. Das Freiwerden von Mesodermzellen erfolgt aber hauptsächlich durch einfaches Austreten normaler Verbandzellen in typischer Spindelform am unteren Rande der Seitenplatten. Diese freien Zellen sind Mesenchymzellen mesodermaler Herkunft.

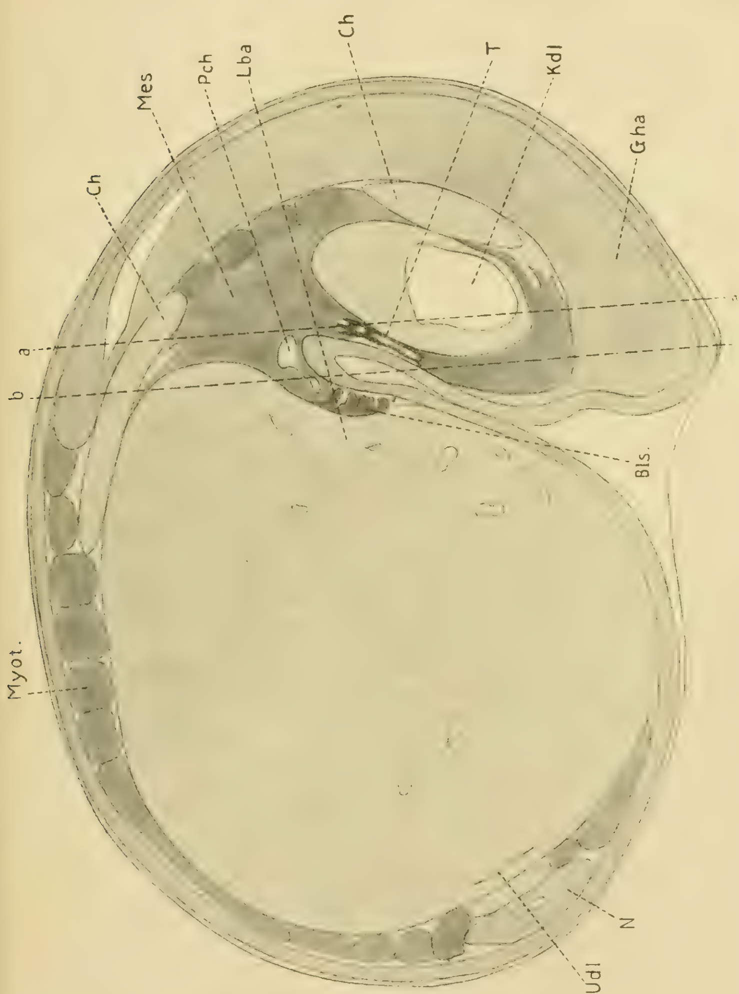
Auf späteren Stadien wird die Bildung freier Zellen viel intensiver, und es löst sich der ganze untere Rand des Mesoderms in freie Mesenchymzellen auf. Diese Zellen sind spindelig oder polyedrisch mit zipflig ausgezogenen Ecken, oder sie sind rund bläschenförmig. (Die Mesenchymbildung erfolgt gleichzeitig auch an anderen Stellen der Seitenplatte, am lateralen Rande der



Textfig. 9—16. Petromyzon pl. 406 Stunden. Querschnittserie durch die Herzregion (Schnittlage approx. auf Textfig. 17 durch die Linien *a—a* und *b—b* wiedergegeben). Fig. 9 und 14 (Vergr. 63 : 1), übrige (Vergr. 125 : 1). — Herzzellenbildung.

Somatopleura, und insbesondere an der Außenkante des Sklerotomdivertikels, wie dies von anderen Anamniern her bekannt ist.)

Textfig. 9—16 mögen die Bildung der besprochenen freien Zellen erläutern. Sie stellen eine kontinuierliche Querschnittserie durch den vorderen Teil derjenigen Region dar, in welcher zu



Textfig. 17. Petromyzon pl. 406 Stunden. Sagittalschnitt. *Bls* Blutzellenstrang; *Pch* Perikardialhöhle; *T* Truncus arteriosus. (*a—a*, *b—b* vergl. Textfig. 9—16.) Vergr. 75:1.

dieser Zeit Mesenchymbildung am unteren Rande des Mesoderms stattfindet. Die Schnittlage ist approximativ wiedergegeben für Textfig. 9 durch die Gerade *aa* und für Textfig. 16 durch die Gerade *bb* in der Textfig. 17. Diese stellt einen Sagittalschnitt durch einen gleichaltrigen Embryo dar, der aber schon weiter ent-

wickelt ist, als derjenige von Textfig. 9—16. In den Textfig. 9 bis 16 wurden die Differenzierungen im rückenständigen Mesoderm nicht eingezeichnet. Auf den Schnitten von Textfig. 10—16 ist der Darm jeweilen zweimal geschnitten. Das untere unvollständig reproduzierte Stück ist ein basaler schiefer Frontalschnitt durch den Kopfdarm, das obere Stück ein etwas schräger Querschnitt durch den Darm der Vornieren- resp. Herzgegend. — In Textfig. 9 hangen die beiden Darmstücke mit ihren ventralen Rändern noch zusammen. In Textfig. 10 werden diese durch das ihnen eng anliegende eingefaltete Ektoderm voneinander getrennt; ihr früherer Zusammenhang ist aber noch an zwei mehr oder weniger deutlichen kielartigen Fortsätzen zu erkennen. In Textfig. 11 weist der Darm der Vornierengegend noch immer diesen basalen Kiel auf, und zwar mit unscharfer Kontur, da diese Darmstelle vom Schnitt tangential getroffen worden ist. In Textfig. 12 ist der Kiel verschwunden, das Darmrohr auch ventral wohl gerundet und, was wichtig ist, nunmehr scharf konturiert. Diese scharfe Kontur des Entoderms bleibt auch auf den folgenden Schnitten erhalten. In Textfig. 9—11 ist der ventrale Rand des Mesoderms kompakt und es finden sich in ihnen keine freien Zellen im ventralen Spaltraume der Vornierengegend vor. — Auf Textfig. 12 ist die vorderste freie Zelle des ventralen Spaltraumes angeschnitten; sie erscheint wieder in Textfig. 13. Auf dieser und den beiden folgenden Figuren treten weitere freie Zellen hinzu. Entoderm und Ektoderm bleiben hier scharf konturiert, wohingegen das Mesoderm augenscheinlich am unteren Rande in voller Auflösung begriffen ist und freie Zellen abschnürt. — Die mesodermale Herkunft dieser freien Zellen erscheint mir daher als erwiesen. — Es ist ein glücklicher Zufall, daß auch Textfig. 9 und 10 und namentlich auf Textfig. 11 keine freien Zellen die Darmwand umlagern, da bei der unscharfen Kontur des Darmkiels von Textfigur 11 leicht die Vorstellung erweckt werden könnte, als würde der Darm an dieser Stelle freie Zellen abgeben. Unter den vorliegenden Verhältnissen ist es aber augenscheinlich, daß die unscharfe Kontur des Darmkiels auf Textfig. 11 lediglich von einem Flachschnitt an die betreffende Darmpartie herrührt, nicht aber im Zusammenhang mit einer Mesenchymbildung steht.

Der Darmkiel von Textfig. 11 entspricht wohl dem Darmkiel, den Goette in seinen Fig. 96—100 abgebildet hat, aus dessen solidem Ganzen er das Endokard entstehen läßt. Die Freizellbildung im ventralen Spaltraum der Herzregion, die un-

mittelbar nach der von ihm charakterisierten fünften Periode einsetzen mußte, scheint GOETTE nicht beobachtet zu haben. — Bei der äußerst raschen Entwicklung der Neunaugen, namentlich bezüglich ihrer Herzanlage und bei der Rarität des Materials ist es allerdings nur zu leicht möglich, daß das Stadium der Freizellbildung unbeachtet blieb und zudem sind die Verhältnisse beim Flußneunauge vielleicht noch kompliziertere als beim kleinen Neunauge.

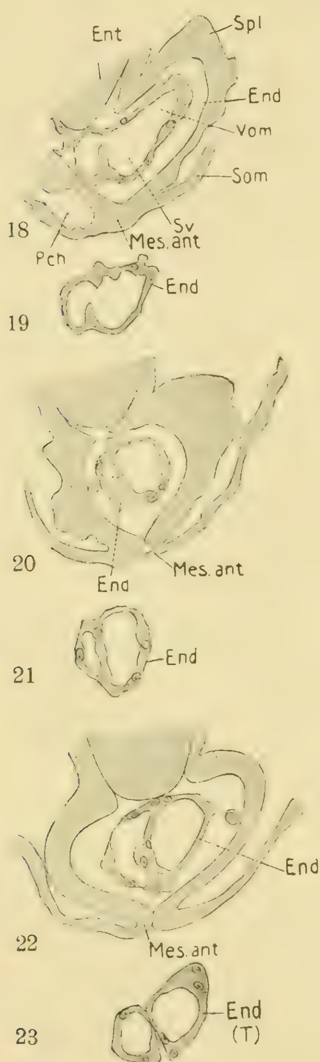
Die Mesenchymzellen im ventralen Spaltraume sind es nun, die das Material für das zukünftige Endokard liefern; es sind die Herzzellen.

Auf späteren Stadien bilden diese an ihren Ecken größere dünne, pseudopodienartige Fortsätze, mit denen sie unter sich zu einem lockeren Maschenwerk von Zellen in Verbindung treten. Dieses Stadium der Herzanlage wird von MOLLIER bei anderen Wirbeltieren und so auch hier das mesenchymatöse Stadium des Herzens genannt. Das Maschenwerk nimmt nun nach und nach die Gestalt eines längsverlaufenden Rohres an, dessen Wände aber netzartig durchbrochen sind. Noch liegen im Innern des Rohres freie Mesenchymzellen und ebenso ist dasselbe außen von solchen umgeben. — Während in der Folge die Zellen der Wandung unter fortwährendem Abplatten allmählich sehr dünn werden, überwachsen sie die Lücken der Rohrwandung. Außerdem siedeln sich auch neue Mesenchymzellen in den Lücken des Endokardrohres an und treten in den Zellverband ein. — Auf diese Weise entsteht ein allseitig geschlossenes Endokardrohr.

Die sukzessive Bildung des Rohres veranschaulichen die Fig. 6—9, Taf. X, die vier nahe aufeinander folgende Schnitte aus der hinteren Verlängerung des Herzens wiedergeben. Wir sehen Zellen, die (auf den hinteren Schnitten 6 und 7) mehr oder weniger gerundete Konturen aufweisen, andere Zellen (auf den beiden vorderen Schnitten 8 und 9), die ihre Zellecken zipflig ausdehnen; wir sehen solche Zellen sich abplatten und mit ihren Zipfeln einander entgegenwachsen zur Bildung des wiedergegebenen lockeren Maschenwerkes. — Das Maschenwerk nimmt auf unseren Figuren von Anfang an die Form eines Doppelrohres an, entsprechend dem künftigen paarigen Sinus venosus.

Beobachtung eines paarigen Herzschlauches: Ich besitze eine Serie eines 453 Stunden alten Embryos, auf welcher das Herzrohr in seiner ganzen Ausdehnung inklusive dem unpaaren Teil des Truncus arteriosus ein deutliches paariges Lumen auf-

weist, entsprechend zwei Herzhöhlen, die nur auf zwei Schnitten unmittelbar vor der Einmündung der linken Lebervene kommunizieren (Textfig. 18 und 19). Von dieser Einmündungsstelle an geben die Textfig. 20—23 Schnitte wieder, die in kurzen Abständen nach vorn aufeinander folgen bis an die Kiemenregion hinan. Textfig. 20 gibt den Schnitt wieder, auf welchem das rechte Lumen den kleinsten Durchmesser aufweist. Der Schnitt von Textfig. 23 enthält den Mündungskanal des vordersten rechten Nephromers in die Perikardialhöhle. Fünf Schnitte weiter ist auf dieser Körperhälfte das Pronephros vollständig verschwunden und das Mesoderm des hintersten Branchialsegmentes angeschnitten. — Bei der Serie von einem Embryo von 477 Stunden (Frontalschnitte), von der Fig. 11, Taf. X, einen Schnitt wiedergibt, trennt eine mediane Scheidewand ein linkes und ein rechtes Herzlumen (vom Grunde des Gefäßes aufsteigend bis zu zwei Drittel Höhe desselben). In der Längsrichtung dehnt sich diese Scheidewand von der Leberanlage an nach vorn über eine Strecke aus, welche zwei Drittel des Abstandes zwischen Leberanlage und Thyreoideaanlage beträgt. — Auch bei anderen Serien dieses Alters ist eine auffallend lange mediane Scheidewand im hinteren Herzschlauche zu konstatieren, die wiederholt über die hintere Hälfte desselben hinaus nach vorn reicht. Es ist möglich, daß in den letzteren Fällen der paarige Sinus venosus auf dem betreffenden Stadium enorm ausgebildet ist und den weitaus größten Teil des Herz-



Textfig. 18—23. Petromyzon pl. 453 Stunden. Querschnitt durch das Herz in verschiedenen Regionen. Vergr. 170 : 1. Fig. 23. Übergang des Herzrohres in den Truncus.

schlauches in Anspruch nimmt; der Fall von Serie 453 mit paarigem Herzschlauch wäre als Abnormität zu betrachten; die andere Möglichkeit: Serie 453 ist die Norm und die erwähnten anderen Serien sind Umwandlungsstadien des vorderen zweilumigen Herzschlauches in den einlumigen vorderen Hauptabschnitt (abgesehen vom paarig bleibenden Hinterende, dem Sinus venosus). — Die Anlage eines paarigen Herzschlauches würde in diesem Falle vielleicht nur während einigen Stunden zu beobachten sein und daher fast immer unseren Untersuchungen entgehen. — Dieses nur als Notiz; Konsequenzen aus diesen vereinzelten Beobachtungen ziehen zu wollen, wäre verfrüht.

Bei älteren Embryonen sind die beiden Perikardialhöhlen sehr geräumig geworden (Taf. X, Fig. 11). Somatopleura und Splanchnopleura begrenzen sie in der Form eines teilweise sehr dünnwandigen Epithels. (Die Splanchnopleura ist deutlich dicker als die Somatopleura.) — Meine Befunde über die Weiterentwicklung der Herzanlage stimmen ganz mit den Beschreibungen von Goette und Hatta überein, wie die folgende Schilderung zeigen wird. — Splanchnopleurafalten dringen von links und rechts ventral und dorsal vom Endokard gegen die Mediane vor (Textfig. 22). Hier bilden die links- und rechtsseitigen Faltenränder durch Verwachsen Scheidewände zwischen den beiden Perikardhöhlen, das ventrale (Textfig. 20) und das dorsale Mesokard. Zwischen den beiden Mesokardien legt sich die Splanchnopleura dem Endokardrohr auf beiden Seiten wie ein Mantel dicht an. Beide Mesokardien, zuerst das ventrale, dann das dorsale, werden resorbiert und das Herz liegt sodann mit seinem Splanchnopleuraüberzug frei in der nun einheitlichen Perikardialhöhle. — Die vorläufig einschichtige Splanchnopleurahülle des Herzens verdickt sich und funktioniert sehr früh als primäre Herzmuskulatur. Bei einzelnen Embryonen, einige Stunden jünger als der auf Fig. 11, Taf. X, durch ein Schnittbild vertretene von 477 Stunden, pulsierte schon deutlich das Herz (bei den meisten Embryonen gleichen Alters allerdings noch nicht). Später erst spaltet sich die Splanchnopleura in mehrere Schichten. Die inneren liefern das Myokard, die äußerste das epitheliale Epikard.

Während der Endokardbildungsprozesse werden vom Herzen, nach vorn fortschreitend, auch in der Kiemenregion Mesenchymzellen ± ventral vom Darm gebildet, die die Endothelanlage in der Herzregion gegen den Kopf hin fortsetzen und so zunächst

das unpaare hintere Stück (Textfig. 17) des Truncus arteriosus (*T*) anlegen und sodann das paare vordere Stück desselben.

Nach der Schilderung der Bildungsvorgänge des Herzens kehren wir jetzt zu Entwicklungsprozessen zurück, die sich unterdessen gleichzeitig mit der Herzentstehung in der Leberregion und im Mittel- und Hinterrumpfe abgespielt haben.

Anlage des Blutes.

Die Entwicklung der Seitenplatten haben wir dort auf einem Stadium verlassen, wo sie in der Lebergegend etwa auf halbe Höhe am Darm herabgewachsen sind, während sie im Mittelrumpfe höchstens das obere Drittel der seitlichen Darmwand überkleiden und weiter nach hinten in den ursprünglichen Mesodermstrang von dreieckigem Querschnitt übergehen. Die zwei Seitenplatten sind in diesen Körperregionen je zu einer dünnen Zellplatte geworden, die nur an der Übergangsstelle zum dorsalen Hauptmesodermkomplexe zweischichtig ist, weiter nach abwärts aber sofort einschichtig wird (Taf. IX, Fig. 1). In der vordersten Lebergegend gehen sie ziemlich rasch in die normal zweischichtigen Seitenplatten der besprochenen Herzgegend über.

Die Mesodermplatten wachsen seitlich fortwährend am Dotterdarm entlang abwärts. Ihr unterer Rand ist auf Textfig. 7 schematisch durch eine Linie angedeutet, welche von der Herzregion (*H*) an bis zum Blastoporus hinzieht.

Es folgt Stadium 381 Stunden mit vier Querschnitten durch denselben Embryo in verschiedenen Regionen: Textfig. 24 durch die hintere Herzregion, Fig. 25 durch die Leberregion, Fig. 26 durch den Mittelrumpf und Fig. 27 durch den Hinterrumpf.

Während auf dem vorhergehenden Stadium die Mesodermflügel basalwärts mit spitz auslaufender Kante endeten, schwellen ihre ventralen Ränder bei diesem um weniges älteren Stadium stark an (Textfig. 25, 26). Das Anschwellen erfolgt namentlich in der Leberregion, setzt sich dann aber auch auf den Mittelrumpf fort und verliert sich allmählich nach hinten. Seine Ursache ist 1. eine reichliche Zellvermehrung der Mesodermelemente in diesen Randpartien, 2. die allmähliche Umwandlung der anfänglich dünnplattigen Zellen daselbst in rundliche, bläschenförmig aufgetriebene. So entsteht längs des Randes der rechten und linken Seitenplatte je ein „Zellstrang“, dessen Elemente im Laufe der Entwicklung sich immer mehr von den darüberliegenden dünnplattigen Mesoderm-



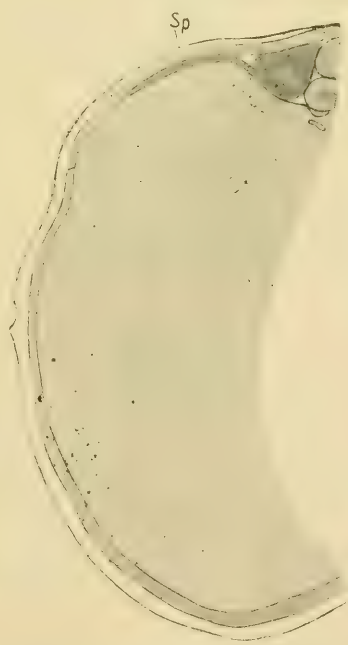
Textfig. 24. Petromyzon pl. 381 Stunden. Querschnitt durch die hintere Herzregion. Vergr. 63 : 1.



Textfig. 25. Derselbe Embryo wie 24. Querschnitt durch die Leberregion. Vergr. 63 : 1. Anlage des Blutzellstranges.



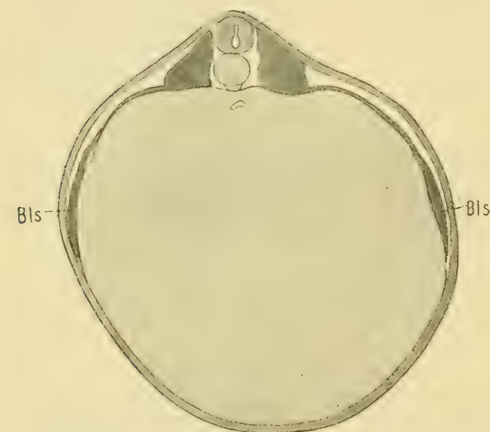
Textfig. 26. id. Querschnitt durch den Mittelrumpf. Vergr. 63:1.



Textfig. 27. id. Querschnitt durch den Hinterrumpf. Vergr. 63 : 1

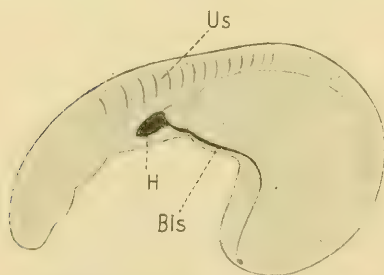
zellen unterscheiden, aber mit diesen vorläufig noch in deutlichem Konnexe stehen (Textfig. 28 mit Detail; Taf. IX, Fig. 3).

Querschnitte durch den Mittelrumpf zeigen, daß diese Zellstränge vorläufig aus nur einer Schicht dichtgedrängter, rundlicher Zellen bestehen. Weiter vorn dagegen, auf Schnitten durch die Lebergegend, sind diese Zellstränge mehrschichtig geworden. Fig. 3, Taf. IX, gibt ein Bild von der Übergangsstelle des einschichtigen in den zweischichtigen Strang wieder; Fig. 5, Taf. IX (Detail zu Fig. 23 auf Taf. XII) ein solches des mehrschichtigen Stranges; beide Figuren stammen von Embryonen eines schon etwas älteren Stadiums.



Textfig. 28. Petromyzon pl. 395 Stunden. Querschnitt durch den Mittelrumpf. Vergr. 63 : 1. Anlage des Blutzellenstranges

Das Schnittbild der Stränge hat mehr oder weniger die Form einer Linse. Wo das Mesoderm der Leberanlage in dasjenige der Herzregion übergeht, sind zunächst die oberen Elemente, dann auch die unteren des mehrschichtigen Zellstranges nicht mehr kugelig, sondern werden immer mehr dorsoventral gestreckt und seitlich abgeplattet. Die Zellstränge gehen auf diese Weise nach vorn sukzessive über in die ebenfalls etwas verdickten ventrolateral gelagerten Perikardanlagen des Mesoderms.



Textfig. 29. Petromyzon pl. 463 Stunden. Schematisch.

Bei einem etwas älteren Stadium sind die Seitenplatten im ganzen Körper weiter abwärts gewachsen (Textfig. 29). In der vorderen Leberregion berühren sich ihre beiden nunmehr sehr mächtig gewordenen Basalstränge ventral von der Leberanlage und vereinigen sich zu einer einheitlichen ventralen Zellmasse.

In der hinteren Gegend der Leber spaltet sich diese Zellmasse wieder in die ursprünglichen paarigen Stränge, die gegen den Mittelrumpf hin allmählich auf beiden Seiten am Dotterdarm hinaufsteigen. — Sowohl die paaren Zellstränge, als auch das kraniale unpaare Stück haben sich unterdessen unter gleichzeitiger Auflockerung ihrer Zellelemente von ihrem Mutterboden, den mesodermalen Seitenplatten sukzessive von vorn nach hinten abgeschnürt. Diese gelockerten Stränge sind es, aus denen unter anderem in der Folge das erste embryonale Blut entsteht MOLLIER nennt diese Massen wie die entsprechenden Gebilde bei Amphibien Blutzellenstränge. — In der Leberregion und unmittelbar dahinter sind sie am mächtigsten ausgebildet. Sie liegen also ohne weitere Umhüllung als freie Zellkomplexe zwischen Entoderm und Ektoderm, oft dem Entoderm nachträglich fest angelagert. Das Ektoderm ist auf diesem Stadium ventral schon etwas von den darunter liegenden Zellkomplexen abgehoben, da in diesem Spaltraume wahrscheinlich schon jetzt eine dem Blutserum ähnliche Flüssigkeit in größerer Menge aufzutreten begonnen hat.

Dieses Serum hat die Elemente der Blutmasse nach und nach gelockert, kleine Flüssigkeitslakunen treten zwischen den einzelnen Zellen auf, und sehr bald werden Haufen von Zellen der Blutstränge zu freien, meist rundlichen, bläschenförmigen Mesenchymzellen.

Fig. 3, Taf. IX (Detail von Textfig. 28) stellt die beginnende Lostrennung des Blutstranges und die beginnende Auflockerung seiner Elemente im Mittelrumpfe auf dem Querschnitte dar. Ebenfalls quer getroffen ist der Blutstrang auf dem etwas lateral gelegenen Sagittalschnitt der Fig. 5, Taf. IX, und zwar an der Stelle, wo er in einem Bogen die aufgedunsene Leberanlage umzieht. Fig. 5, Taf. IX, ist das Detail von Fig. 23, Taf. XIII, und bezieht sich auf denselben Embryo wie die Textfig. 17, welche einen mehr medianen Schnitt reproduziert. — Fig. 29, Taf. XIII (Detail zu Fig. 22, Taf. XIII) stellt einen Sagittalschnitt durch den unpaaren vordersten Teil der Blutmasse in einem in voller Auflösung begriffenen späteren Zustande dar. Trotz des älteren Stadiums des Embryos ist unverkennbar noch der Zusammenhang mit dem davor gelegenen Mesoderm des Perikards ersichtlich. Die Loslösung aus mesodermalem Gewebe geht da direkt vor unseren Augen vor sich und ist auch nicht auf eine Täuschung durch Flachschnitt zurückzuführen, da es sich speziell für diese Region um einen der Medianebene nahen Schnitt

handelt. Die scharfe Kontur des Entoderms und die streng hochzylindrische Form seiner Zellen schließen eine Beteiligung dieses Gewebes an der Blutbildung aus. — Auch Frontalschnittserien, die ich möglichst senkrecht zur Ventralfläche der Leber zu schneiden suchte (um Fehler, herrührend von Flachschnitten an die Entodermobertläche, zu vermeiden) zeigen das Entoderm an der Stelle der unpaaren Blutmasse fast überall scharf konturiert (Taf. IX, Fig. 4). (Einzelne Entodermzellen erscheinen auf Fig. 4 kleiner als in Wirklichkeit, weil sie schief zu ihrer Längsachse geschnitten sind.)

Fig. 18—21 auf Taf. XII mögen eine Übersicht geben über die jeweilige Lage der Blutmassen in verschiedenen Körperregionen bei einem noch älteren Stadium (458 Stunden), wo die Blutzellen schon fast alle frei geworden sind (vgl. das Detail der Fig. 25, Taf. XIII, welche einen Blutstrangquerschnitt aus dem Mittelrumpf eines 467 Stunden alten Embryos wiedergibt). Fig. 18, 19, Taf. XII sind Querschnitte durch die Leberregion. Der unpaare Blutstrang von Fig. 18 ist auf Fig. 19 paarig geworden. — Hinter der Leber steigt der paarige Blutstrang am Dotterdarm empor (Fig. 20; auf dem Bilde erscheint in der unteren Hälfte ein umgekehrter zweiter Querschnitt durch die Schwanzknospenregion). Auf Fig. 21 sind die Blutstränge zellärmer geworden und auf halbe Höhe des Darmes hinaufgerückt. (Die beiden Darmquerschnitte von Fig. 20 sind auf Fig. 21 mit ihren mittleren Teilen verbunden; der Schnitt der Fig. 21 ist bezüglich des Mittelrumpfes ein ausgesprochener Frontalschnitt geworden.) Einige Schnitte weiter gegen den Rücken des Mittelrumpfes hin, sind wir auf dessen halber Höhe angelangt und eine Kette zerstreuter Blutzellen verbindet jederseits die Seitenplattenenden des Doppelquerschnittes. Nach einigen weiteren Schnitten erfolgt auf beiden Seiten die Vereinigung der vorderen und hinteren zusammenhängenden Seitenplatten.

Für die Beurteilung der Provenienz der Blutzellen sind, wie bei derjenigen der Herzzellen, nur solche Schnitte zulässig, deren Schnittfläche $\pm$ senkrecht zur Oberfläche der anstoßenden Gewebe steht; auf keinen Fall dürfen Schnitte berücksichtigt werden, die wenigstens eine der Gewebeschichten tangential treffen. Die Grenzen solcher oberflächlich angeschnittenen Gewebe sind unscharf und besitzen eine unregelmäßig gelappte oder gezackte Kontur; sie scheinen somit fälschlicherweise ein Vorbereitungsstadium für die Abgabe freier Zellen durch dieses Gewebe zu sein.

Liegen einer solchen tangential getroffenen Gewebepartie außerdem freie Zellen mit vielleicht ganz fremder Provenienz zufällig auf, so scheinen sie, wenn sie teilweise über oder unter dem dünnen Rande des betreffenden tangential geschnittenen Gewebestückes liegen, direkt von diesem sich loszulösen. Wie aus dem Bisherigen ersichtlich sein dürfte, habe ich mich möglichst streng an diese Forderung gehalten. — Die beiden Fig. 14, 15 auf Taf. XI (zwei aufeinander folgende Schnitte der gleichen Serie) geben in einer anderen Schnittlage als Fig. 18—21 auf Taf. XII die Vereinigung der beiden Blutstränge wieder. Es dürfen die zwei Figuren aber nicht für die Herkunft der Blutzellen verwendet werden, da das Entoderm in seiner medioventralen Partie von den Schnitten tangential getroffen worden ist und lediglich aus diesem Grunde die Konturen unscharfe sind (gestrichelte Strecke der Entodermkontur). Fig. 14, 15 auf Taf. XI wie auch Fig. 22 auf Taf. XII zeigen, daß auch die unpaare Blutmasse wie die erste Herzanlage in einer Querfurche der ventralen Darmwand (Leberanlage) liegt. Es läßt sich aber deutlich nachweisen, durch Verfolgen der sukzessiven Entwicklungsstadien, daß mit dem Entstehen dieser Querfurche die paarigen Blutmassen der Seitenplatten von den Seiten her in diese Furche hineingewachsen sind. Die Seitenplatten von links und rechts haben sich an dieser Stelle unter der Leber durch vereinigt, allerdings nicht mehr mit kompakten Elementen, sondern erst nach teilweiser Auflösung ihrer Ränder in einzelne Blutzellen. Mit Ausnahme der Lebergegend erfolgt die ventrale Vereinigung des links- und rechtsseitigen Mesoderms resp. seiner Derivate im übrigen Rumpfe erst viel später, nachdem der hindernde aufgedunsene Dotterdarm bedeutend an Volumen eingebüßt hat. In der Anusgegend erfolgt dies erst 25 Tage nach der Befruchtung. Hier ist das Mesoderm alsdann in seinem untersten Drittel in ursprünglicher Zweischichtigkeit erhalten. Das mittlere Drittel der Seitenplatten ist dünn einschichtig und geht nach oben in das obere zweischichtige Drittel allmählich über. Vor dem Anus geht der zweischichtige Rand der Seitenplatten direkt über in die auf diesem Stadium auch in dieser Gegend ventral verlagerte Blutmasse, indem die beiden Seitenplattenränderderivate sich gleichzeitig vereinigen. Bald trennt sich die Blutmasse wieder in zwei Stränge, die den größeren Teil des Rumpfes auf diese Art durchlaufen bis zur Leber hin, jedochimmer in sehr geringem Abstande voneinander und ventral vom Darm liegend. In der vorderen Hälfte sind die Blutstränge

aufgelöst und die Zellen zum großen Teil fortgeschwemmt. Das einschichtige Drittel der Seitenplatten in der Anusgegend geht nach vorn über in die ausgedehnte dünne einschichtige Mesodermdecke des Rumpfes. Die Mesodermverhältnisse in der Anusgegend sprechen ebenfalls sehr gegen ein Abspalten der Seitenplatten vom Entoderm und deutlich zugunsten eines Herabwachsens desselben von der dorsalen Mesodermbildungszone.

Die aus den Bluststrängen freigewordenen Zellen werden indes nur zum Teil zu den Blutzellen des Embryos, ein anderer Teil wird zu Gefäßendothelzellen umgewandelt, wie wir sehen werden.

So kommt nach und nach zunächst die Leberanlage ventral in eine Art Blutsinus zu liegen. Diese Blutlakune dehnt sich nun lateralwärts aus und, indem sie zwischen den Seitenplatten und dem Darme aufwärts sich erweitert, hebt sie die Seitenplatten sukzessive vom Darme ab (Fig. 18, Taf. XII, linke Hälfte); somit umgibt sie die Leberanlage auch seitlich. Ferner setzt sich die Blutlakune auch nach hinten fort, wo sie, wie die früher kompakten Blutstränge, paarig wird und im Mittelrumpfe daher nur noch zu beiden Seiten des Dotterdarmes zu finden ist. Im Hinterrumpfe treffen wir noch immer die kompakten Blutmassen als ihre Fortsetzung, die erst sehr spät Lakunen Platz machen, was ich an meinem Material nicht mehr verfolgen konnte.

Das Mesoderm, resp. die Zellschicht der Seitenplatte, wächst unterdessen fortwährend durch tangential verlaufende Mitosen und durch Abplattung und Streckung der Elemente unter dem Ektoderm weiter abwärts, von Zeit zu Zeit am untern Rande freie Zellen abgebend, teils durch einfache Abschnürung der untersten Zellelemente, teils durch Vermittlung von Mitosen. Ein Ergänzen der Seitenplatte ventralwärts durch sekundäres Anlagern freier Blutstrangzellen war mir nicht möglich zu beobachten.

In der unteren Partie des Blutsinusses ist nirgends eine Endothelbildung zu finden, abgesehen vom vordersten Teile, wo sich das Herzendothel auf kurze Strecke in die Lakune hinein fortsetzt. Hatta gibt an, daß auch auf späteren Stadien, nach dem Ausschlüpfen des Embryos aus der Eihülle, dies nicht der Fall sei. Ich glaube indes an den vereinzelten ältesten Exemplaren, die mir aus dieser Zeit noch zur Verfügung standen, wenigstens stellenweise eine Art Pseudoendothel gesehen zu haben. Der ventrale Blutsinus gibt nach und nach das Blut nach vorn an das nach hinten offene Herz ab (Taf. X, Fig. 10). Dadurch wird

er allmählich rückgebildet und ist nach HATTA ganz verschwunden zu einer Zeit, wo der Darm seinen Dottergehalt resorbiert und seine definitive Form angenommen hat.

Eine Endothelbildung findet dagegen, wie es auch HATTA schon beschrieben hat, in den oberen Partien der Blutlakune statt (vgl. Fig. 18 u. 19, auf Taf. XII).

Anlage der Venae omphalo-mesentericae und der Subintestinalis s. s.

In der vorderen Leberregion steigt die Endothelbildungszone im Anschluß an die Endokardrohrbildung seitlich am Dotterdarm empor, unmittelbar hinter den Perikardialhöhlen (Taf. XI, Fig. 16 *Vom* bei *x*) und verläuft von hier aus auf dessen dorsolateraler Kante den ganzen Rumpf hindurch nach hinten. In dieser Körperlage kommt es zur Bildung zweier, rechts und links vom Darme gelegener, also nahezu rückenständiger Längsgefäße (vgl. Taf. XII, Fig. 18—21), die CORI und HATTA mit den Venae omphalomesentericae der Wirbeltiere homologisieren. An der Bildung dieser Gefäße beteiligen sich vermutlich, wie es MARCINOWSKI bei Amphibien festgestellt hat, spindelförmige oder vielzipflige mesenchymatöse Wanderzellen, die sich aus der Blutzellmasse herausdifferenziert haben und zwischen Dotterdarm und Seitenplatte aufwärts gewandert sind (vgl. Taf. XIII, Fig. 25, Zelle *y*). Sie werden bald dem Entoderm, bald dem Mesoderm platt angelagert gefunden, wo sie sich abflachen, pseudopodienartige Fortsätze bilden, sich mit ihresgleichen an prädestinierten Stellen zu einem Netzwerke verbinden, das bald Röhrenform annimmt (vgl. Taf. XII, Fig. 19, rechte Vena o.-m). Die Lückenräume des Geflechtes werden immer kleiner mit zunehmender Abplattung und Ausdehnung der Zellen in die Fläche, sowie durch Einlagern neuer Wanderzellen, bis schließlich ein allseitig geschlossenes Endothelrohr resultiert; genau derselbe Prozeß, wie wir ihn schon anläßlich der Herzbildung kennen gelernt haben und wie er sich ja allgemein bei der Bildung der Endothelröhren der Wirbeltiere abspielt (vgl. HERTWIGS Handbuch 1906).

Die Abstammung der erwähnten Endothelzellen von Wanderzellen des Blutstranges ist allerdings nicht streng zu beweisen möglich, sobald das Aufwärtswandern der Zellen und das Ansiedeln an jenen Stellen nicht direkt am lebenden Objekte beobachtet worden ist, wie solche Beobachtungen WENCKEBACH an Teleostier-

embryonen gemacht hat. — Für eine Entstehung dieser Zellen in loco fehlen eigene Beobachtungen über Freiwerden von Zellen an jenen Stellen der Splanchnopleura oder einer anderen angrenzenden Gewebeschicht. Weder direktes Austreten von beliebigen Verbandzellen, noch Mitosen senkrecht zur Fläche dieser Gewebeschichten konnten ermittelt werden. Dagegen ist ein Einwandern von Zellen von der Aortaanlage aus unter dem dorsomedialen Fortsatz der Seitenplatte entlang nicht von Vornherein auszuschließen, aber unwahrscheinlich, da anfänglich der dorsomediale Teil der Seitenplatte dem Entoderm eng aufliegt, was dem Passieren von Wanderzellen in größerer Zahl allzu hinderlich wäre.

Die Vorderenden der Venae omphalo-mesentericae steigen am Vorderrande der Leber rasch zur Herzregion hinab, die Hinterenden verjüngen sich allmählich und verlieren sich bei den untersuchten noch sehr jungen Stadien im Hinterrumpf. — Ich konnte sie indes bei einem meiner ältesten ausgeschlüpften Embryonen bis unmittelbar hinter die Anusregion verfolgen, wo ihre Anlage zu beiden Seiten der Aorta zu finden war und zwei Schnitte weiter nach hinten verfolgt werden konnte als die Aortaanlage.

Nach HATTAS Ansicht repräsentieren nicht nur die beiden Venae omphalo-mesentericae das Bauchgefäß der Petromyzonten, sondern die große einheitliche, diese beiden verbindende Blutlakune ist mit als ein Bestandteil desselben aufzufassen, ein Gefäßteil allerdings, der die Eigentümlichkeit besitzt, daß ihm ein Endothel fehlt. — Wie es bei anderen Anamniern von einzelnen Autoren schon geschehen ist, ist es meiner Überzeugung nach auch hier am Platze, diese darmumfließende Blutlakune mit dem primitiven endothelfreien Darmblutsinus diverser Annelidengruppen in Vergleich zu setzen.

Der Mangel an einer genügenden Zahl junger Stadien hat vermutlich bezüglich der Herkunft des Blutes GOETTE und MOLLIER zu ihrer Ansicht von dessen entodermaler Abstammung geführt. So standen MOLLIER für seine Untersuchungen nur Embryonen zur Verfügung, in denen die Hohlräume für die Venae omphalo-mesentericae schon vorhanden sind und bei denen außerdem die Aorta schon gebildet ist. — Faltungsprozesse an der Leber teilen dieselbe schon sehr früh in drei Hauptlappen, wie es HATTA beschreibt. — Sekundär eingedrungene Blutzellmassen in die Buchten dieser Falten hält MOLLIER offenbar für das ursprüngliche Füllmaterial derselben und hält dieses daher für ein Entodermderivat.

Ferner haben GOETTE und MOLLIER offenbar keine Grenze finden können zwischen Entoderm und Blut und vermuteten auch deshalb die Bildung des Blutes aus dem Entoderm. — Auf diesen Punkt ist folgendes zu erwidern:

1. Die Kontouren des Entoderms sind namentlich an Eisenhämatoxylinpräparaten sehr scharfe, aber auch Hämalaunpräparate, nachgefärbt mit Methylorange oder Erythrosin lassen eine gute Grenze des Entoderms gegen die Blutzellen hin fast durchweg erkennen, trotzdem die Blutzellen oft sehr innig dem Entoderm aufliegen. Tieferes Eindringen von Blutzellen in das Entoderm außer in die natürlichen Leberbuchten hinein, konnte nicht beobachtet werden, abgesehen von den flachen paarigen Furchen zu beiden Seiten des Dotterdarmes, die die Blutstränge bei ihrem energischen Wachstum aus Raummangel der Dotteroberfläche eingraben.

2. Der Unterschied im Dottergehalt sowie der Größenunterschied zwischen Entodermzellen und Blutzellen ist in der Regel ein bedeutender; ziemlich selten sind einzelne kleine randständige Entodermzellen zu finden. Es kann vorkommen, daß solche Zellen gelegentlich einmal aus dem Entodermverbande austreten, namentlich am Knie von Entodermfalten. Solche Fälle beobachtete ich so selten, daß wenn solche austretende Entodermzellen tatsächlich zu Blutzellen werden, ihre Zahl im Vergleich zu den Blutzellen mesodermaler Herkunft kaum 1% ausmachen würde. Von den zahlreichen peripher gelegenen Entodermmitosen fand ich eine einzige mit einer Spindel senkrecht zur Entodermoberfläche, allerdings gerade in unmittelbarer Nähe des untern Randes des Blutstranges; sie gehört zu den Ausnahmen.

3. Gering ist der Unterschied zwischen Blut und Entodermzellen bezüglich ihrer Kerne. Anfänglich sind die Kerne der Blutzellen im allgemeinen etwas kleiner als die Entodermkerne, auf späteren Stadien beobachtete ich aber häufig das Umgekehrte. Die Form der Blutkerne hängt ab von der Form der Zelle. Ist diese bläschenförmig, so ist der Kern mehr oder weniger kreisrund und von einem Entodermkern nicht zu unterscheiden, ist die Blutzelle spindelförmig, so ist der Kern in die Länge gestreckt oval bis ellipsoidisch und alsdann unter Umständen von Entodermkernen verschieden. Bei beiden Zellgruppen sind aber auch Kerne von ± unregelmäßiger Kontur bisweilen anzutreffen, indes nie so stark, daß man den Zellkernrand als gelappt bezeichnen könnte. Bezüglich des Chromatingehaltes sind die Entodermkerne daran zeitweise etwas ärmer als die Blutkerne. Ein weiteres Argument

führt GOETTE zu gunsten der entodermalen Herkunft des Blutes an. Er glaubt nämlich, daß die stark abgeplatteten dünnen Zellen der mesodermalen Seitenplatten der Rumpfregion niemals diese ziemlich größeren, zum Teil wie aufgeblasen erscheinenden Blutzellen liefern könnten, und mußte auch deswegen an der entodermalen Herkunft der Blutzellen festhalten. Die Verfolgung der sukzessiven Entwicklungsstadien des Blutstranges lehrt, daß in Wirklichkeit dies doch möglich ist und geschieht. Zur Illustrierung diene ein Schnittbild aus dem Mittelrumpfe (Taf. XIII, Fig. 30*a*). Die unterste Mesodermzelle der Seitenplattenkette ist sehr stark blasig aufgetrieben. Sie ist mindestens so groß, wie die benachbarten freien Blutzellen, viel größer und namentlich dicker als die darüber liegenden Mesodermzellen gleicher Abkunft und ist außerdem in Teilung begriffen. (Vom nächsten Schnitt ist auf Textfig. 30*b* nur die andere Hälfte der Mitose wiedergegeben.) Sehr wahrscheinlich war diese Zelle im Begriffe eine formgleiche freie Blutzelle mitotisch abzugeben [1]).

Aus dem Zusammenhang mit der Seitenplatte (durch Vergleichung mit dem vorangehenden Schnitte) läßt sich feststellen, daß diese Zelle nicht bloß dem Mesoderm sekundär angelagert, sondern ein ursprünglicher integrierender Bestandteil der kontinuierlichen Zellplatte ist. — Es können daher auch die dünnen plattigen Seitenplattenelemente blasig aufgedunsene Blutzellen produzieren.

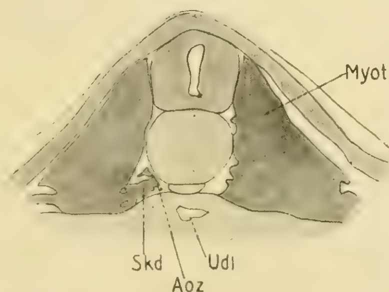
Anlage der Aorta und der Mayerschen Quergefäße.

Etwas später als das Herz wird im vorderen Teil der Vornierengegend die Aorta angelegt, die sich rasch nach vorn und hinten verlängert. Das Aortaendothelmaterial stammt aus dem medial gegen die Subchorda hin vorwachsenden Sklerotomdivertikel. (Vielleicht liefert auch die zwischen Vornierengang und Entoderm ebendahin vordringende Seitenplatte einen Zuschuß an Zellen.) — Textfig. 30 und Fig. 26 und 27, Taf. XIII sind 6 μ-Schnitte durch den vorderen Mittelrumpf eines 427 Stunden alten Embryos. Textfig. 30 zeigt das Vorwachsen des Sklerotoms gegen die Subchorda hin. Auf diesem Schnitte und weiter hinten liegt die Subchorda unmittelbar dem Darm auf. Das Sklerotomdivertikel der

1) Bei den normalen Teilungen der dünnen Seitenplattenzellen sind die in Teilung begriffenen Zellen nie so stark blasig aufgetrieben wie hier.

Fig. 30 (linke Seite) ist in Auflösung begriffen, wie die unregelmäßigen Konturen angeben. Die freiwerdenden Mesenchymzellen des linken und rechten Sklerotomdivertikels schieben sich nun zum Teil als freie Einzelzellen oder als lockere Zellstränge (Taf. XIII, Fig. 26) zwischen Subchorda und Entoderm vor und vereinigen sich dort äußerst rasch zu einem anfänglich lückenhaften Endothelrohr. (Der Schnitt von Fig. 26 ist nur 24 μ von dem Schnitt der Textfig. 30 gelegen). — Die Lücken des Aortaendothels werden äußerst rasch überwachsen und verwandeln die Aortaanlage in ein geschlossenes Rohr (Fig. 27).

In der Vornierengegend konnte ich bei einzelnen Serien die Anlage einer paarigen Aorta feststellen. — Fig. 28, Taf. XIII zeigt, daß sie lediglich eine Folge ist der in der betreffenden Region zur Zeit der Aortabildung noch nicht erfolgten Abschnürung der Subchorda vom Entoderm. Die Endothelbildung setzt in diesem Falle vor der Vereinigung der linken und rechten Aortazellen ein. Erst nach dem Verschwinden der hindernden Zellbrücke zwischen Subchorda und Entoderm erfolgt dann die Vereinigung der beiden Endothelrohre zur unpaaren Aorta. — Im Mittel- und Hinterrumpf ist die Subchorda vom Entoderm abgeschnürt, bevor daselbst die Aortabildung einsetzt. Es konnte dort in allen Fällen nur eine unpaare Aortaanlage beobachtet werden, wie sie sie Fig. 26 darstellt.



Textfig. 30. Petromyzon pl. 427 Stunden. Querschnitt durch die Rückengegend, Vorbereitungsstadium der Aortabildung. Vergr. 135 : 1.

Kurz nach der Anlage des dorsalen Längsgefäßes und der verschiedenen Teile des ventralen Längsgefäßstammes erfolgt nach und nach im ganzen Körper die Bildung der dem Darme meist direkt aufliegenden und ihn quer umspannenden Mayerschen Gefäße.

Die Entwicklung der Kiemenbogengefäße beginnt, wie Hatta beschrieben hat, am Hyoidbogensegment mit der Anlage des Hyoidbogengefäßes. Weiter vorn entsteht sodann das Mandibularbogengefäß (Bezeichnung von Cori und Hatta) und nach hinten treten

sukzessive die übrigen Kiemengefäße auf. Taf. XI, Fig. 17 gibt einen Frontalschnitt durch den Vorderteil eines 573 Stunden alten Embryos wieder, auf welcher Figur deutlich von vorn nach hinten die Abnahme der Lumina der Kiemenbogengefäße entsprechend ihrer zeitlichen Entstehung sichtbar ist. — An einzelnen Exemplaren konnte ich außer dem Mandibularbogengefäß auch meinerseits das von Hatta beschriebene prästomiale Quergefäß deutlich auffinden. — Was die Vornierengefäße anbetrifft, möchte ich nur auf die streng intersegmentale Anordnung derselben auf Fig. 17, Taf. XI hinweisen.

Da ich vorzugsweise nur sehr junge Embryonen untersucht habe, war es mir nicht möglich, die Bildung der Quergefäße im Zusammenhange zu verfolgen und verweise ich daher lieber auf die ausführliche Beschreibung Hattas, der ich, soweit meine Beobachtungen reichen, vollständig beipflichten kann.

Nachdem dargetan ist, daß meine Untersuchungen für die mesodermale Abstammung insbesondere des Herzens, der beiden wichtigsten Längsgefäßstämme und des ersten embryonalen Blutes von Petromyzon sprechen, ist es wohl am Platze, einige Vergleiche zu ziehen zwischen diesen Ergebnissen und solchen, wie sie für andere Anamniergruppen publiziert worden sind.

Endokard- und Endothelbildung erfolgt bei diesen im allgemeinen auf dieselbe Weise, wie ich es hier für die Petromyzonten geschildert habe.

Bei der Bildung des Endokards tritt auch bei jenen eine Gruppe freier Mesenchymzellen zu einem lockeren Zellgewebe zusammen, das nach und nach eine in der Längsrichtung des Körpers verlaufende Röhrenform annimmt. Auch die Endothelbildung der Gefäße findet in genau derselben Weise durch Vereinigung freier Mesenchymzellen wie bei Petromyzon statt.

Die Histogenese sensu stricto verbi von Blut- und Endothelzellen verläuft bei den untersuchten Dipneusten und Amphibien laut den Angaben der Autoren sehr ähnlich wie beim Neunauge.

Während früher allgemein für die Amphibien eine entodermale Abstammung von Blut- und Herzzellen angenommen wurde und nur sehr vereinzelte Autoren für die mesodermale eintraten, haben im letzten Jahrzehnt folgende Forscher die mesodermale Herkunft nachweisen können: Brachet 1903 (für Anuren), Muthmann, Marcinowski, Mollier, de Rooy, Greil, Mietens. Zum selben Resultate sind Greil und Mollier bei Dipneusten

(Ceratodus) gekommen, welche Fischgruppe ja den Amphibien sehr nahe steht. —

Aus ihren Untersuchungen resultiert folgendes:

1. Die Herkunft von Herz- und Gefäßendothel und insbesondere auch des Blutes ist eine mesodermale.

2. Der Bildungsherd des ersten embryonalen Blutes liegt ausschließlich auf der Ventral- und Ventrolateralseite des Darmes von der Leberregion nach hinten bis gegen den Anus zu.

3. Der Blutstrang geht hervor aus einer Verdickung der unteren Ränder des lateralen Mesoderms, resp. einer ventromedialen Mesodermplatte in Fällen, wo das Mesoderm nicht nur seitlich, sondern auch ventral den Darm umgibt.

4. Die Herzzellen werden ebenfalls vom unteren Rande der Mesodermplatten abgeschnürt.

5. Das Endothel der Venae omphalomesentericae entsteht aus dorsalwärts gewanderten Mesenchymzellen des Blutstranges (Marcinowski).

6. Das Endothel der Aorta entsteht aus Mesenchym des Sklerotomdivertikels.

7. Auch die Endothelien anderer Gefäße entstehen aus dem Mesoderm.

Die Vorgänge, welche sich am ventralen Mesoderm abspielen, bevor es zur Bildung freier Blutzellen kommt, hat Mietens bei seinem Untersuchungsobjekt Bufo in folgende vier Phasen zerlegt:

1. Phase: Eine kontinuierliche Mesodermhülle umgibt zu einer gewissen Zeit den ganzen Rumpfdotterdarm inklusive Leberanlage; besondere Verdickungen an diesem Mesodermmantel sind nirgends sichtbar.

2. Phase: Die Volumenzunahme der Leberanlage sprengt den Mesodermmantel in dieser Region sehr früh ventral auf; hinter der Leber bleibt derselbe aber geschlossen bis in die Anusgegend.

3. Phase: Die Ränder des paarigen Mesoderms der Lebergegend und die ventromediale Partie des Mittelrumpfes werden durch lebhafte Zellvermehrung verdickt. Sie werden zum Blutzellenstrang. — Der Blutzellenstrang kann daher der Länge nach in zwei Teile zerlegt werden, einen vorderen paaren und einen hinteren unpaaren; beide gehen aber ununterbrochen ineinander über.

4. Phase: Der Blutzellenstrang löst sich vom lateralen Mesoderm los, sowohl in seinem paaren, als unpaaren Abschnitt und schmiegt sich dann innig dem Entoderm an. — Diese sekundäre

innige Anlagerung, ja direkte Einlagerung in das innere Keimblatt war die Ursache, daß solange Zeit die Herkunft des Blutes für entodermal gehalten wurde. Ohne die früheren Vorgänge zu kennen, hat man das Freiwerden von Blutzellen aus diesen, dem Entoderm eingelagerten Zellsträngen beobachtet, wobei diese Zellstränge natürlich für Entoderm angeschaut wurden.

5. Phase: Die dem Entoderm eingelagerten Blutstränge werden durch entstehendes Blutserum aufgelockert und in einzelne Blutzellen aufgelöst, die mit dem Auftreten der ersten Herzpulsationen in Zirkulation gelangen.

Die Befunde bei Petromyzon stimmen vollständig mit dem überein, was in den sieben Sätzen von Amphibien und Dipneusten gesagt ist, und sie haben daher auch für Petromyzon planeri volle Gültigkeit mit Ausnahme des letzten, für den ich den Nachweis bei Petromyzon schuldig geblieben bin.

Eine Differenz bezüglich des von Mietens beschriebenen Entwicklungsmodus besteht darin, daß bei Petromyzon im Gegensatz zu Bufo nicht ein auch ventral zusammenhängender Mesodermmantel der Dotterdarmregion das Ausgangsstadium markiert, sondern daß vor dem Auftreten der Blutstrangverdickungen die Seitenplatten als paarige Flügel nur lateral, nicht aber auch ventral den Darm umgeben, daß der Blutstrang erst nach Vereinigung seiner kranialen Enden einen unpaaren vorderen Abschnitt aufweist, und daß der lange hintere Teil desselben paarig bleibt. (Die paarigen Stränge liegen bei Petromyzon zunächst weit auseinander und nähern sich einander erst später ventromedial vom Darme im Zusammenhange mit dem Schwinden der Dotterdarmmasse.)

Ein differenter Punkt in der Ausbildung der ventralen Blutlakunen bei Amphibien einerseits und Petromyzon planeri andererseits besteht in der Art der endothelialen Auskleidung derselben. — Ursprünglich bei Amphibien und Petromyzon endothelfrei, werden die Blutlakunen bei Amphibien nach Marcinowski von einer Art Pseudoendothel austapeziert, aus welchen Bildungen bei Bufo ein ganzes Netz von Gefäßen kervorgeht, welche den Darm umspinnen. Dieses Netz repräsentiert samt den dorsolateral vom Darm gelegenen Venae omphalomesentericae die Subintestinalis. Bei Petromyzon bleiben die Blutlakunen dagegen nach Hatta auf dem endothelfreien Stadium stehen, falls sich meine vereinzelten Beobachtungen nicht bestätigen sollten, wonach auch hier später ein Pseudoendothel als Auskleidung auftritt. Die echte Endothel-

bildung ist auf die dorsolateralen Grenzräume der darmumfließenden Blutlakune beschränkt, wo die beiden Venae omphalomesentericae, von der Leber bis zum Anus hin verlaufend, angelegt werden. — Entsprechend den Verhältnissen bei Amphibien ist die Subintestinalis vertreten durch die Venae omphalomesentericae + Blutlakune, wie es HATTA angibt.

Für die Phylogenie des Blutgefäßsystems der Anamnier sind drei Punkte von Bedeutung, zwei morphologische und ein histogenetischer.

Der erste morphologische Punkt betrifft die Gesamtanlage des ersten embryonalen Blutgefäßsystems der holoblastischen Anamnier. — HATTA sagt, daß wir in der Entwicklung des Blutgefäßsystems der Petromyzonten „zwei phylogenetische Stufen" unterscheiden können: „den Annelidentypus" und „den fischartigen Typus".

Die erste Stufe umfaßt die Anlage eines dorsalen und eines ventralen Längsgefäßstammes, sowie der darmumspinnenden intersegmental angelegten Quergefäße, welche, auf die ganze Länge des Körpers verteilt, die beiden ersten Gefäßstämme verbinden. (Der Herzabschnitt des Bauchgefäßes wird bekanntlich in einem ventralen Mesenterium angelegt.)

Die zweite Stufe mit der Ausbildung des fischartigen Typus umfaßt die Differenzierung dieser Gefäße und die Anlage neuer sekundärer Gefäße (wenigstens zum Teil) aus diesen ersten hervorgehend, Bildungen wie sie auch für andere Fischgruppen typisch sind. Wir beschäftigen uns im folgenden nur mit dem ersten Typus.

Diesen ersten Typus des Blutgefäßsystems, der, wie wir gesehen, in äußerst ähnlicher Form auch bei anderen holoblastischen Anamniern zu finden ist und der auch bei meroblastischen Anamniern, obgleich durch die Meroblastie etwas entstellt, noch deutlich zu erkennen ist, schließt HATTA durch seine Benennung an das Annelidenblutgefäßsystem an. Tatsächlich finden wir auch dort in der Mediane des Körpers zwei mächtige Längsgefäße (häufig in Mesenterien eingebettet), ein dorsal und ein ventral vom Darm gelegenes (vgl. LANG 1903). In den Dissepimenten der Leibeshöhle sind ± durch die ganze Länge des Körpers hindurch Quergefäße angelegt, die die Längsgefäßstämme verbinden. MARCINOWSKI vergleicht auch die darmumspinnenden Blutlakunen der erwähnten Anamnier mit dem Darmblutsinus vieler Anneliden,

die nicht nur topographisch, sondern auch anatomisch (durch ihr Pseudoendothel) gleichartige Bildungen sind. Dieser erste Punkt enthält phylogenetisch sehr richtige Beziehungen zwischen Anneliden und Anamniern.

Der zweite Punkt berührt die Ausbildung der Blutstränge an der Ventralseite des Rumpfdarmes der holoblastischen Anamnier.

Vorausgesetzt, daß das Bauchgefäß der Anamnier (im weitesten Sinne des Wortes) mitsammt seinem kontraktilen Herzabschnitt dem Rückengefäß der Anneliden entspricht, würden die Blut- und Gefäßzellen bildenden Blutstränge Zellwucherungen im Bezirke des Rückengefäßes der Anneliden entsprechen, wie solche tatsächlich in Form der Herzkörper oder der Klappenbildungen usw. häufig im Rückengefäß desselben selbst oder in an dasselbe unmittelbar angrenzenden Gefäßteilen vorkommen. — Bei Hirudineen (ich entnehme alle Angaben bezüglich der Anneliden Langs Beiträge zu einer Trophocöltheorie) ist es nachgewiesen, daß die Klappen des Rückengefäßes Blutzellen abschnüren; einzelne Autoren konnten eine Blutbildung auch von seiten des Herzkörpers gewisser Anneliden nachweisen. Auch kleinere blutbildende Organe sind bei einzelnen Anneliden unter anderem im Rückengefäß beobachtet worden. — Durch Vereinigung und stärkere Wucherung der im Annelidenrückengefäß vorkommenden blutbildenden Organe (dieses oder jenes Typus) zu einem im Laufe der Ontogenie vollständig in Mesenchym sich auflösenden Blutzellenstrang hätte man sich die Phylogenese der embryonalen Blutbildungsstätte der Anamnier zu denken.

Der dritte Punkt bezieht sich auf die Herkunft der inneren Auskleidung des Blutgefäßsystems bei Wirbeltieren einerseits und Anneliden andererseits. Das Pseudoendothel der Blutlakunen der Anamnier und das Endothel der echten Gefäße und des Herzens aller Wirbeltiere wird nach den neueren Forschern als ein der Intima der Annelidengefäße homologes Gebilde betrachtet.

Eine Anzahl Forscher konnten, wie z. B. Zürcher (bei Owenia) die Bindegewebsnatur der Intima (einer „homogenen Membran“) feststellen. Zürcher konnte in ihr zeitweise Muskelfasern und namentlich auch dann und wann Zellkerne auffinden und somit ihre zellige Natur feststellen. Die Auffindung der zelligen Natur der Intima ermöglicht ihre direkte Homologisierung mit dem Gefäßendothel der Wirbeltiere. Leider fehlt es noch sehr an eingehenden Untersuchungen, die die Ontogenese der Intima der Annelidengefäße feststellen.

Auf dem Wege der vergleichenden Anatomie haben FERNANDEZ und nach ihm MARCINOWSKI, LANGS Haemocoeltheorie weiter ausbauend, die Hypothese aufgestellt, daß das Blut- und Endothelzellmaterial der Wirbeltiere und das Blut und die Intima der Anneliden mit ihren Wucherungen, als homologe mesodermale Gebilde, zurückzuführen seien nicht auf das Mesoderm der Cölomblasen, sondern auf das bei höheren Tiergruppen stark rückgebildete Parenchym der Nemertinen. Reste dieses Parenchyms hätten sich nach ZÜRCHER bei den Anneliden hauptsächlich in Form der homogenen Membranen erhalten, wie sie dieser Autor bei Owenia zwischen Ektoderm und Cölomblasen, zwischen Entoderm und Cölomblasen, aber auch in den Dissepimenten und Mesenterien zwischen den Grenzschichten von je zwei Cölomblasen gefunden hat. Im Innern dieser Membranen liegen die Blutgefäße, die bei ihrer relativen Größe uud der geringen Dicke der Membranschichten von diesen wie von äußerst dünnen Häuten umwandet erscheinen.

Die Pseudoendothelien und Endothelien der Blutgefäße sind als Modifikationen dieser Annelidenintima zu betrachten. Alle drei Arten konnte FERNANDEZ nebeneinander bei Tunikaten nachweisen und somit im Blutgefäßsystem dieser Tiergruppe das für die Phylogenese des Wirbeltierhämocöls so notwendige Bindeglied zwischen dem Gefäßsystem der Anneliden und demjenigen der Wirbeltiere finden.

Gestützt auf die Hypothese von FERNANDEZ haben wir uns nunmehr die Entwicklung des Blutzellenstranges der Wirbeltierembryonen derart vorzustellen, daß einzelne wenige Zellen der Blastula die Teloblasten des ursprünglichen Nemertinenparenchyms repräsentieren. Sie wachsen wie es GREIL dargestellt hat, im Zusammenhang mit der Gastrulation zum ventralen Randgewebe der Seitenplattenränder des Mesoderms aus und legen dort das Blutstrangmaterial an. Vielleicht produzieren andere, ursprüngliche Parenchymteloblasten auf ähnliche Weise das Material des Sklerotomdivertikels und des Teleostiergefäßstranges von Swaen und Brachet, deren Bestandteile sich so rasch in Mesenchym auflösen und aus denen unter anderen das Endothel der Aorta angelegt wird.

Aus den Erörterungen der drei Punkte geht hervor, welche Bedeutung für die Phylogenie des Blutgefäßsystems die rein mesodermale Herkunft der Gefäßendothelien und des embryonalen Blutes bei all den untersuchten holoblastischen Anamniern be-

sitzt. Auch bei anderen Anamniern[1]) und ebenso bei Amnioten sprechen die Untersuchungsergebnisse vieler bedeutender Autoren zu gunsten der Herkunft besagter Zellelemente aus dem Mesoderm. Freilich gibt es noch eine Reihe von Forschern, die dieselben bald bei dieser, bald bei jener Gruppe von Anneliden und Wirbeltieren vom Entoderm herleiten. Es ist daher zu wünschen, daß recht bald die Frage nach der Herkunft von Blut und Intima, resp. Gefäßendothel durch neue Nachprüfungen in mehr einheitlichem Sinne gelöst werde.

Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. A. Lang, verdanke ich die Zuweisung der vorliegenden Arbeit; ihm, sowie Herrn Professor Dr. K. Hescheler und Fräulein Dr. Daiber spreche ich hiermit meinen aufrichtigsten Dank aus für die mannigfachen Anregungen, die sie mir während meinen Untersuchungen zuteil werden ließen.

Literaturverzeichnis.

Petromyzonten.

1906. Cori, Carl J., Das Blutgefäßsystem des jungen Ammocoetes. Arb. a. d. zool. Instit. d. Univ. Wien u. Stat. Triest, Tom. XVI.

1908. Favaro, Giuseppe, Das Gefäßsystem der Cyclostomen. Browns Tierreich, Bd. VI, Abt. 1, p. 337—412.

1890. Goette, A., Abhandl. z. Entwicklgsg. d. Tiere, Heft 5. Entwicklungsgeschichte des Flußneunauges.

1896/98. Hatta, S., Contributions to the Morphology of Cyclostomata. I. On the Formation of the Heart. Journ. o. College o. Science. Imp. Univ. of Tokyo, Tom. X.

1900. Ders., Idem: II. On the Development of Pronephros and Segmental Duct in Petromyzon. Idem, Vol. XIII, Part. III.

1907. Ders., On the Gastrulation in Petromyzon. Idem, Vol. XXI, Art. 11.

1908. Ders., Bemerkungen über die früheren Entwicklungsstadien des Gefäßsystems des Ammocoetes. Journ. College o. Agriculture Tohoku Imp. Univ. Sapporo. Japan, Vol. III, Part. I.

1) Selachier und Ganoiden: vide Hertwigs Handbuch 1906. Teleostier: Nach den neuesten Untersuchungen von Marcus, Reis und Maximow läßt sich die Blutmasse der Teleostier phylogenetisch vom Blut bildenden extraembryonalen Mesoderm der Selachier ableiten.

1890. v. Kupffer, C., Die Entwicklung von Petromyzon planeri. Archiv f. mikrosk. Anatomie, Bd. XXXV.
1882. Scott, W. B., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Petromyzonten. Morph. Jahrbuch, Bd. VII.
1887. Shipley, Arthur E., On some Points in the Development of Petromyzon fluviatilis. Quart. Journ. of Microsc. Science, Vol. XXVII, New Series.
1900. Wheeler, William Morton, The Development of the Urogenital Organs of the Lamprey. Zool. Jahrbücher, Bd. XIII, Abt. Anat.
1906. Mollier, S., Cyclostomen: Die erste Entstehung des Herzens und des Blutes: Hertwigs Handbuch, p. 1030 u. p. 1080.
1889. Oswjannikow, Th., Zur Entwicklungsgeschichte des Flußneunauges. Vorl. Mitt. Bulletin de l'Acad. d. Sciences d. St. Pétersbourg, Tom. XIII.

Selachier.

1900. Emmert, J., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Selachier, insbes. n. Untersuchungen an jüng. Embry. v. Torpedo marmorata. Archiv f. mikrosk. Anat., Bd. LVI.
1897. His, Wilh., Über den Keimhof oder Periblast der Selachier. Eine histogenetische Studie. Archiv f. Anat. u. Entwicklungsgesch.
1901. Ders., Lecithoblast und Angioblast d. Wirbeltiere. Histogenet. Studien. Abhandl. d. math. phys. Klasse d. k. sächs. G. d. Wiss., Bd. XXVI, Leipzig.
1892. Hoffmann, C. K., Über die Entstehung d. endothel. Anlage d. Herzens u. d. Gefäße bei Haiembryonen (Acanthias vulg.). Anat. Anzeiger, 7. Jahrg.
1894. Ders., Untersuchungen über d. Ursprung d. Blutes und d. blutbildenden Organe. I. Über die Blutbildung a. d. Dottersack der Selachier. Verhandl. d. kon. Akad. v. Wetenschappen, II. Sekt., Teil 3.
1886/87. Mayer, P., Über die Entwicklung d. Herzens u. d. großen Gefäßstämme bei d. Selachiern. Mitt. d. zool. Stat. Neapel, Bd. VII.
1894. Mayer, P., Über die ersten Stadien d. Gefäße bei den Selachiern. Anat. Anzeiger, Bd. IX.
1889. Rabl, C., Theorie des Mesoderms. Morph. Jahrbuch, Bd. XV.
1891—93. Raffaele, Dott. Fed., Ricerche sullo sviluppo del sistema vascolare nei Selacci. Mitt. d. zool. Stat. Neapel, Bd. X.
1887. Rückert, J., Über die Anlage des mittl. Keimblattes und die erste Blutbildg. bei Torpedo. Anat. Anzeiger, 2. Jahrg.
1888/89. Ders., Herz- und Gefäßstämme bei Selachierembryonen. Biol. Centralblatt, Bd. VIII.
1906. Ders., Die Entstehung des Blutes u. d. außerembryonal. Gefäße b. Selachiern. Hertwigs Handbuch, p. 1090.

1896. van der Stricht, O., Origine des globules sangins, de l'aorte et de l'endocarde chez les embryons d. Sélaciens. Comptes rendus hebdomad. d. Séances et Mémoires d. l. soc. d. biol., Tom. III, 10. Série.

Teleostier.

1900. Swaen, A. et Brachet, A., Etudes sur les premières phases du développement des organes dérivés du mésoblaste chez les poiss. téléostéens. Archiv d. Biologie, Tom. XVI.
1902. Ders., idem, Tom. XVIII.
1897. Felix, W.. Beiträge zur Entwicklungsgesch. d. Salmoniden. Separat aus den anat. Heften (Merkel u. Bonnet).
1903. Gregory, E. H., Beiträge zur Entwicklungsgesch. d. Knochenfische. Anat. Hefte, Bd. XX, (Heft 64/65).
1899. Nöldeke, Bernh., Die Herkunft des Endokardepithels bei Salmo salar. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXV.
1902. Sobotta, Über die Entwicklung des Blutes, des Herzens und der großen Gefäßstämme der Salmoniden. Anat. Hefte, 1. Abt., Bd. XIX.
1886. Wenkebach, K. F., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Knochenfische. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXVIII.
1887. Ziegler, H. E., Die Entstehung des Blutes bei Knochenfischembryonen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXX.

Dipneusten.

1906/08. Greil, Über die erste Anlage der Gefäße und des Blutes bei Holoblastiern und Meroblastiern (speziell bei Ceratodus Forsteri). Verh. d. Anat. Ges. 22. Vers. Berlin 1908. Erg. zu Bd. XXIX.

Amphibien.

1898. Brachet, Recherches sur le dévelopment du coeur, des I^ers vaisseaux et du sang chez les Amphibiens urodèles. Arch. d'Anat. micr., Tome II.
1903. Ders., Recherches sur l'origine de l'appareil vasculaire sanguin chez les Amphibiens. Archives de Biologie, Tome XIX.
1907. de Rooy, P. J., Die Entwicklung des Herzens, des Blutes und der großen Gefäße bei Megalobatrachus max. Schlegel. Jenaische Zeitschr., Bd. XLII.
1869. Goette, A., Untersuchungen über die Entwicklung des Bombinator igneus. Arch. f. mikr. Anat., Bd. V.
1875. Ders., Die Entwicklungsgeschichte der Unke.
1893. Houssay, Fréd., Développement et Morphologie du Parablast et de l'appareil circulatoire (Etudes d'Embryologie sur les Vertébrés). Arch. de Zool. exp. et gén., III. Sér., T. Ier.
1906. Marcinowski, K., Zur Entstehung der Gefäßendothelien und des Blutes bei Amphibien. Jenaische Zeitschr. f. N., Bd. XLI.

1888. Maurer, F., Die Kiemen und ihre Gefäße bei anuren und urodelen Amphibien und die Umbildungen der beiden ersten Arterienbogen bei Teleostiern. Morph. Jahrb., Bd. XIV.
1909. Mietens, H., Entstehung des Blutes bei Bufo. Jenaische Zeitschr. f. Naturw., Bd. XLV.
1904. Muthmann, Eug., Über die erste Anlage der Schilddrüse und deren Lagebeziehung zur ersten Anlage des Herzens der Amphibien; insbesondere bei Triton alp. Anat. Hefte, 1. Abt., Bd. XXVI.
1887. Rabl, C., Über die Bildung des Herzens der Amphibien. Morph. Jahrb., Bd. XII.
1890. Schwink, F., Über die Entwicklung des Herzendothels der Amphibien. Anat. Anzeiger, 5. Jahrg.
1891. Ders., Untersuchungen über die Entwicklung des Endothels und der Blutkörperchen der Amphibien. Morph. Jahrb., Bd. XVII.

Lehrbücher und Handbücher.

1906. Hertwig, O., Handbuch der vergl. u. exper. Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere I Ia, I Ib, III 2a (bearbeitet: I Ib von Rückert u. Mollier, III 2a IV. Kap. v. Hochstetter).
1902. Ziegler, H. E., Lehrbuch der vergl. Entwicklungsgeschichte der niederen Wirbeltiere.

1902. Lang, A., Fünfundneunzig Thesen über den phylogenetischen Ursprung und die morphologische Bedeutung der Zentralteile des Blutgefäßsystems der Tiere. Vierteljahresschrift der Naturf.-Ges. Zürich.
1903. Ders., Beiträge zu einer Trophocöltheorie. Jenaische Zeitschr. f. Naturw., Bd. XXXVIII, N. F. XXXI, 1903 und Separat.
1898. Franz, K., Über die Entwicklung von Hypochorda und Ligamentum longitudinale ventrale bei Teleostiern. Morph. Jahrb., Bd. XXV.
1906. Vejdovsky, F., Zur Hämocöltheorie. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXXXII.
1906. Ders., Zur Hämocöltheorie. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXXXV.
1888. Ziegler, H. E., Die Entstehung des Blutes der Wirbeltiere. Berichte der Naturf.-Ges. zu Freiburg i. Br.
1891. Ders., Über die embryonale Anlage des Blutes bei Wirbeltieren. Verhandl. d. Deutsch. Zool. Ges. Jahresvers. Leipzig.
1895. Ziegler, H. Fr., Über den derzeitigen Stand der Cölomfrage. Verhandl. d. Deutsch. Zool. Ges. a. d. V. Jahresvers. Straßburg.
1904. Fernandez, Miguel, Zur mikroskopischen Anatomie des Blutgefäßsystems der Tunikaten. Jenaische Zeitschr., Bd. XXXIX.
1909. Zürcher, Leo, Histologie der Körper- und Darmmuskulatur und des Hämocöls von Owenia. Jenaische Zeitschr. f. Naturw., Bd. XLV.

Figurenerklärung.

Ao = Aorta
Aoa = Aortaanlage
Aoz = Aortazellen
Bls = Blutzellenstrang
Bll = Blutlakune
Blz = freie Zellen des Blutzellenstranges
Bp = Blastoporus
Ch = Chorda
Dl = Darmlumen
Eh = Eihülle
Ekt = Ektoderm
End = Endocard
Ent = Entoderm
Gha = Gehirnanlage
H = Herz
Ha = Herzanlage
Hh = Herzhöhle
Hz = Herzendothelzellen
Hy. ch = Hypochorda
Hy. chb = Hypochordabrücke
Kb = Kiemenbogen
Kbg = Kiemenbogengefäß
Kdb = Kiemendarmbuchten
Kdl = Kopfdarmlumen
Lba = Leberanlage
Mes = Mesoderm
Mes. ant = Mesocardium anterius
Mi = Mitose
Myot = Myotom
N = Neuralrohr
P = Peritoneum
Pch = Pericardhöhle
Skd = Sklerotomdivertikel
Som = Somatopleura
Sp = Seitenplatte
Spl = Splauchnopleura
St = Stomodaeum
S. v. = Sinus venosus
T = Truncus arteriosus
Tz = Truncuszellen
Udl = Urdarmlumen
Us = Ursegment
Vn = Vorniere
Vng = Vornierengefäß
Vnk = Vornierenkanal
V. o. m. = Vena omphalo mesenterica.

Für die Untersuchungen wurde ein Zeissmikroskop benützt; die Zeichnungen wurden mit einem großen Abbéschen Zeichnungsapparate von Zeiss ausgeführt.

Erklärung der Tafelfiguren.

Tafel IX.

Fig. 1. 282 Std. Querschnitt durch einen Mesodermstrang im Mittelrumpf z. Z. der Entstehung der Seitenplatte. 398 : 1.

Fig. 2. 395 Std. Querschnitt durch Seitenplatte im Mittelrumpfe, ihr Wachstum zeigend, an zwei Stellen beim Schneiden zerrissen. 203 : 1.

Fig. 3. 395 Std. Querschnitt durch Seitenplatte der vorderen Mittelrumpfregion mit Blutstrang (im Begriffe sich zu lockern und von der Seitenplatte sich loszulösen). 255 : 1.

Fig. 4. 432 Std. Frontalschnitt durch die unpaare Blutlakune an der Vorderwand der Leber mit zahlreichen Blutzellen. 255 : 1.

Fig. 5. 406 Std. Lateraler Sagittalschnitt durch seitlichen Blutzellenstrang (Detail von Fig. 23, Taf. XII). Blutstrang in Auflösung begriffen. 255 : 1.

Tafel X.

Fig. 6—9. 467 Std. 4 Querschnitte durch eine Endothelbildungszone in der hintersten Herzregion. 371 : 1.

Fig. 10. 467 Std. Sagittalschnitt durch die Region des Herzens und der unpaaren Blutlakune vor der Leberanlage mit Blutzellen. 255 : 1.

Fig. 11. 477 Std. Frontalschnitt durch die Herzregion: lange Scheidewand zwischen den 2 Endokardröhren. 203 : 1.

Fig. 12. 307 Std. Sagittalschnitt durch Herzregion vor Auftreten der Herzzellen.

Fig. 13. 362 Std. Sagittalschnitt durch Herzregion; erste freie Herzzelle sichtbar. 255 : 1.

Tafel XI.

Fig. 14 und 15. 444 Std. Zwei aufeinander folgende Frontalschnitte, die Vereinigung der paarigen Blutstränge darstellend; gestrichelte Entodermgrenzen unscharf wegen der Flachschnitte an die Ventralfläche des Darmes. Aorta und Vena omph. mes. sind zum großen Teil angelegt. 100 : 1.

Fig. 16. 467 Std. Sagittalschnitt durch Herzregion (Vena omph. mes. an der Leberanlage aufsteigend, unpaare Blutlakune, Vornierengefäße). 125 : 1.

Fig. 17. 573 Std. Frontalschnitt durch Vorderkörper (speziell Kiemen- und Vornierenregion). Intersegmentale Anlage der Quergefäße der Vorniere. 56 : 1.

Tafel XII.

Fig. 18—21. 458 Std. 4 Schnitte durch verschiedene Regionen des Rumpfes. Den Verlauf der in Einzelzellen aufgelösten Blutstränge zeigend. 125 : 1.

18, 19 und 20 sind ± ausgesprochene Querschnitte.

Schnitt 21 bezüglich der zentralen Darmteile mehr frontal, bezüglich der rückenständigen Organanlagen nahezu quer.

Fig. 22. 444 Std. Sagittalschnitt (Übersichtsbild zur Detailfigur 29 (Taf. XIII) des Blutstranges). 56 : 1.

Fig. 23. 406 Std. Seitlicher Sagittalschnitt (Übersichtsbild zur Detailfigur 5, Taf. IX), vom gleichen Embryo wie Textfig. 17. 56 : 1.

Tafel XIII.

Fig. 24. 259 Std. Querschnitt durch den Strang der Mesodermanlage im Mittelrumpfe (Detail zu Textfig. 1). 340 : 1.

Fig. 25. 467 Std. Querschnitt durch Blutzellenstrang, der in freie Zellen aufgelöst ist, im Mittelrumpfe; y eine Wanderzelle im Sinne Marcinowskis. Typus für Blutzellformen. 420 : 1.

Fig. 26. 427 Std. Querschnitt durch Rückenteil des Mittelrumpfes. Aortaanlage durch Zellstrang noch in Verbindung mit rechtem Sklerotomdivertikel. 6 μ Schnitt. 495 : 1.

Fig. 27. 427 Std. Querschnitt durch das geschlossene Aortaendothelrohr. 495 : 1.

Fig. 28. 427 Std. (?). Querschnitt durch paarige Aortaanlage aus Vornierengegend (vide Zellbrücke zwischen Hypochorda und Darmwand). 530 : 1.

Fig. 29. 444 Std. Sagittalschnitt (Detail der Blutzellen auf Fig. 22, Taf. XII). Zu betrachten die scharfe Kontur des Entoderms nach außen und die Form und Lage seiner Zellen, ferner den Zusammenhang zwischen Blutzellen und Mesoderm und zu vergleichen deren Zellformen. Dotterplättchen im Ektoderm und Entoderm weggelassen. 420 : 1.

Fig. 30 *a* und *b*. 485 Std. Querschnitt durch Seitenplatte des Hinterrumpfes. Mitotische Abschnürung einer aufgeblasenen Blutzelle von der dünnplattigen Seitenplatte. 600 : 1.

Das männliche Begattungsorgan der Hausente.

Von

Walther Liebe, Beuthen in Oberschlesien.

Mit Tafel XIV—XV und 19 Figuren im Text.

Einleitung.

Die überwiegende Mehrzahl der heute lebenden Vögel besitzt kein eigentliches Begattungsorgan. Nur bei wenigen Gruppen ist bisher ein solches Organ in mehr oder weniger guter Ausbildung nachgewiesen worden, so fast allgemein bei den Ratiten (Struthio, Rhea, Dromaeus, Casuarius und Apteryx), ferner unter den Carinaten allgemeiner allein in der Ordnung der Anseriformes, sonst hier nur vereinzelt (Crypturus und Tinamus, Crax). Nach den ontogenetischen Untersuchungen von Pomayer (Lit. 8c) ist es freilich wahrscheinlich, daß früher die Vögel wohl allgemein einen Penis besaßen. Pomayer hat nämlich gefunden, daß beim Hühnchen während der embryonalen Entwicklung ein Penishöcker in ganz homologer Weise angelegt wird wie beim Enterich, der ja im Gegensatz zum Hahn ausgewachsen über ein wohlentwickeltes Begattungsorgan verfügt. Das gleiche fand Pomayer bei Corvus corone. Man glaubt heute, den phyletischen Anschluß für den Penis der Vögel bei den betreffenden Organen der Schildkröten und Krokodile finden zu können. Diese Theorie zu prüfen, hatte ich mir ursprünglich zur Aufgabe gestellt. Als ich mir aus der Literatur ein Bild von dem Aufbau des Begattungsorgans der Vögel zu machen versuchte, kam ich aber zu dem Ergebnis, daß eine ausreichende Beschreibung dieses Organs eigentlich noch fehlt, ganz besonders auch hinsichtlich der bildlichen Darstellung. Deshalb gab ich meine ursprüngliche Absicht auf und beschäftigte mich ausschließlich mit dem Penis der Vögel, und zwar, um eine möglichst eingehende Bearbeitung durchführen zu können, mit einem Falle möglichst typischer Ausbildung. Die Wahl mußte dabei wegen der leichten Zugänglichkeit unbeschränkten Materials

ganz von selbst auf einen Vertreter der Entenvögel fallen; ich wählte die Hausente, Anas boschas domestica Gm.

Methodik.

Für die Beurteilung eines Organs ist der Zustand seiner Funktion maßgebend. Es gilt dies in ganz besonders hohem Maße von den erektilen Begattungsorganen, und jede Darstellung des Begattungsorganes, welcher lediglich die Ruhelage des Gliedes zur Grundlage diente, mußte irrtümlichen Auffassungen einzelner Teile des Organs kaum entgehen können. Um alle möglichen darauf beruhenden Fehlerquellen auszuschalten, stellte ich meine Untersuchungen in erster Linie am erigierten Begattungsglied an. Die Erektion wurde auf künstlichem Wege hervorgebracht, und zwar zunächst durch den physiologischen Versuch des Nervenreizens. Den Weg dazu hat Eckhard (Lit. 7) und später Robert Müller (Lit. 28) genau angegeben. Im Jenaer physiologischen Institut konnte ich Dank der Unterstützung des Privatdozenten Herrn Dr. Stübel den Versuch Eckhards mit Erfolg wiederholen. Dieser Forscher hatte durch Reizung der Nn. erigentes, welche durch den am Rektum hinziehenden Teil des Mesenteriums, das Mesorektum, verlaufen (vgl. Taf. XIV, Fig. 8, *Nn. erig.*), mit dem elektrischen Induktionsstrom eine vollständige Erektion des Penis erzielt. Seinen Angaben folgend erhielt ich leicht das gleiche Ergebnis. Im Augenblick der stärksten Schwellung wurde der Penis unmittelbar am After abgeschnürt und mit der herausgeschnittenen Kloake zusammen konserviert. Von einem der so geschwellten Penes wurde die Photographie der Textfig. 2 hergestellt. Sie gibt die Ansicht des Gliedes, soweit dieses bei der Erektion aus der Kloake heraustritt, richtig wieder bis zu der Stelle *E*; dort ist der Penis während der Erektion abgebunden worden. Die so von zwei Enten gewonnenen Präparate dienten einer ersten makroskopischen Übersicht und vor allem der histologischen Untersuchung. Daneben war noch ein zweiter Weg möglich, nämlich die Erektion künstlich durch Injektion herzustellen. Zu dem Zweck wurde bei einem frisch getöteten Tier der schlaffe Penis vorsichtig, soweit es ging, aus der Kloake gezogen und an seiner Spitze die Kanüle einer Injektionsspritze in den Schwellraum durch eine kleine Öffnung eingeführt und eingebunden. Darauf wurde vorsichtig eine leicht gefärbte, warme Gelatinelösung injiziert, bis der Penis vollkommen das Bild der

Schwellung bot. Durch Übergießen mit kaltem Wasser erstarrte die Gelatine augenblicklich, und das Glied behielt den gewünschten Zustand bei, der sich in nichts von dem, den es während des physiologischen Reizversuches zeigte, unterschied. Auf diese Weise hatte ich ein Präparat gewonnen, das ohne irgend eine Verletzung des Tieres die Beziehungen des erigierten Begattungs-



Textfig. 1. Hinteres Körperende eines Enterichs mit künstlich durch Injektion der Schwellräume erigiertem Begattungsglied.

organs zu seiner Umgebung zu untersuchen erlaubte. Von ihm stammt die Photographie der Textfig. 1, ferner sind die Tafelfiguren (Taf. XIV, Fig. 1—6) nach diesem Präparate angefertigt worden. Daneben wurden ständig die Beobachtungen am erigierten Organ mit solchen am Penis im Ruhezustande verglichen, insbesondere bei einem Enterich mit eingestülptem Gliede die Kloake in genau derselben Weise zergliedert, wie das bei dem eben erwähnten,

künstlich erigierten Organ zur Herstellung der Tafelbilder Taf. XIV, Fig. 1—6 geschehen war; von diesem Präparat stammen die Bilder der Taf. XIV, Fig. 7 und 8. Für die makroskopische Präparation wurden frisch getötete Tiere verwandt, deren Kadaver während der Dauer der Untersuchung in etwa 50 % Alkohol aufbewahrt blieben. Zur Injektion des Arteriensystems diente eine wie folgt zubereitete Injektionsmasse:

100 g Mastixfirnis werden bis zur Syrupdicke eingedampft, dann werden

15 g Zinnober, mit Mastixfirnis fein verrieben, und

8 g Mennige, mit Olivenöl verrieben,

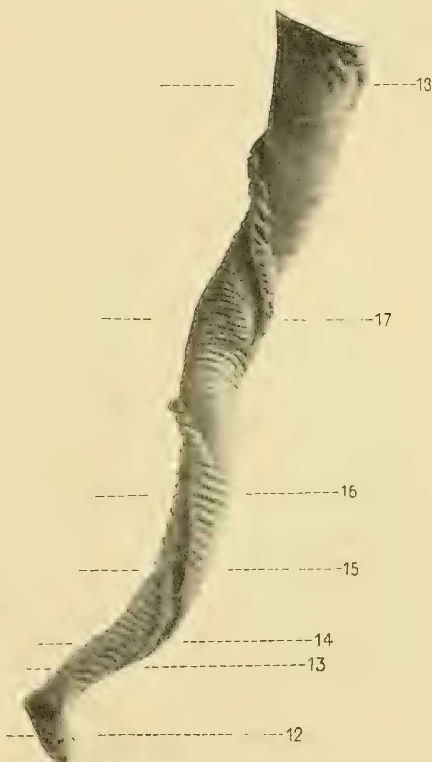
zugesetzt. Dazu kommt etwas Wachs.

Die Mischung wird mit Äther zu einer leichtflüssigen Masse verrieben und injiziert. (Nach Mojsisovics, Lit. 26.) Die Anwendung dieser Wachsmasse ergab eine sehr feine Injektion, was namentlich beim Studium des gefäßreichen Körpers von großem Vorteil war. Als besonderer Vorzug erscheint mir noch, daß die Masse die Schnittfähigkeit des in Paraffin eingebetteten Gliedes nicht beeinflußte und daß bei der folgenden Nachbehandlung der Schnitte weder Xylol noch Alkohol die Farbkörnchen aus den Schnitten herauslösten. Für die mikroskopische Untersuchung wurde ein Penis sofort nach der künstlichen, durch Reizung mit dem Induktionsstrom hervorgerufenen Erektion unmittelbar über dem After abgeschnürt und mit der gesamten



Textfig. 2. Durch elektrische Nervenreizung künstlich erigierter Penis. Vergr. 1,6 : 1. *E* Stelle, an der das Glied abgebunden worden ist. *M* die Mündung des Drüsenschlauches.

Kloake in einem Stück in ZENKERscher Flüssigkeit fixiert, darauf in Jodalkohol ausgewaschen und langsam in immer stärkerem Alkohol gehärtet. Es wurden dann ferner bei einem anderen Tier zunächst die Arterien von der Aorta aus injiziert, darauf der Penis soweit aus der Kloake herausgeholt, bis seine Lage der des Gliedes im erigierten Zustande völlig entsprach, und dann das Organ in ZENKERscher Lösung fixiert. Das geschah, um auch während der mikroskopischen Untersuchung einen möglichst einfachen Vergleich zwischen dem Glied im Zustand der Erektion und dem der Erschlaffung durchführen zu können. Nach der Härtung im absoluten Alkohol wurden die Penes in passende Stücke geschnitten, durch Chloroform in Paraffin übergeführt und eingebettet. Die starke Verhornung des Penis und sein Reichtum an elastischem Gewebe beeinträchtigten die Schnittfähigkeit der eingebetteten Stücke sehr. Um zusammenhängende Schnitte zu erhalten, mußte ich auf der Schnittfläche vor jedem Schnitt ein paar Tropfen einer dünnen Lösung von Mastix in Äther verreiben, so daß jeder Schnitt an seiner Oberfläche von einem dünnen Mastixhäutchen zusammengehalten wurde. Auf diese Weise habe ich Serien von 5 und 10 μ Schnittdicke hergestellt. Gefärbt wurde im Schnitt, und zwar meistens mit DELAFIELDschem Alaunhämatoxylin. Die Färbung wurde mit ganz schwachem salzsaurem Alkohol unter dem Mikroskop diffe-



Textfig. 3. Schlaffer Penis, aus der Kloake hervorgezogen und am After abgeschnitten. Vergr. 1,6 : 1. Die Zahlen neben den Strichen auf Fig. 2 und 3 geben die Regionen an, aus welchen die den Zahlen entsprechenden Schnitte der Textfig. 5—18 genommen sind.

renziert, dann wurde meist mit Eosin, daneben aber auch mit Orange-G oder Fuchsin-S, mit letzterem fast stets in der VAN GIESONschen Kombination mit Pikrinsäure, nachgefärbt. Daneben wurden auch Färbungen mit Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN ausgeführt. Zum Studium der Drüsenzellen wurden einige Schnitte mit Bismarckbraun behandelt. Um die elastischen Fasern, die ja beim Aufbau des Begattungsorgans eine besondere Rolle spielen, sichtbar zu machen, färbte ich Schnitte 12—24 Stunden lang nach folgender Verschrift:

Stammlösung 2 g Kresofuchsin (GRÜBLER),
100 ccm 80 % Alkohol.

Davon wird hergestellt die Farblösung
100 ccm 80 % Alkohol,
4 ccm Stammlösung,
1 ccm Salpetersäure.

Darauf wurden die Schnitte in 90 % Alkohol gebracht und blieben dort, bis keine Farbe mehr ausging (etwa 15 Minuten). Nun ließ ich eine Kernfärbung mit Pikrokarmin (ausschließlich „Pikrokarmin 2 neue Lösung“ von GRÜBLER gab gute Erfolge) oder Lithionkarmin folgen und färbte schließlich das Plasma mit Orange-G in wässeriger Lösung nach. Das Kresofuchsin hebt in ganz vorzüglicher Weise die elastischen Gewebsbestandteile scharf gegen die Umgebung hervor. Für meinen Zweck war deshalb die zuletzt angegebene Färbung eine Art Universalfärbung, die mir recht lehrreiche Bilder lieferte.

I. Lage und Bau der Beckenorgane.

a) Skelett, Muskulatur, Innervation, Blutgefäße.

Als Stützpunkte für die uns interessierenden Beckenorgane dienen Kreuzbein- und Schwanzgegend der Wirbelsäule sowie der hintere Teil des aus O. ilii, O. pubis und O. ischii gebildeten Beckens. Die Wirbel der Kreuzbeingegend sind zu einem festen Knochen, dem O. sacrum, verbunden. Ihre Querfortsätze sind deutlich zu erkennen, sie verwachsen mit den anliegenden Hüftbeinen. Das Kreuzbein bildet nach unten zu zwei Aushöhlungen, in welchen die Nieren eingebettet liegen. Die Schwanzwirbel unterscheiden sich von den Kreuzbeinwirbeln durch obere und untere Dornfortsätze; die letzten 5 oder 6 Wirbel sind zu dem für die Vögel eigentümlichen Steißknochen oder Pygostyl ver-

schmolzen, einer schräg nach aufwärts gerichteten, dreiseitigen Pyramide. Von den Beckenknochen tritt allein das lange, paarige O. ilii mit der Wirbelsäule in Verbindung. Es schließt mit dem Sitzbein das bei den Entenvögeln langgestreckte und große Foramen ischiadicum ein. Das O. pubis ist ein bandförmiger, schmaler Knochen, der auf beiden Seiten nach außen ausbiegt, während die Enden sich wieder nähern, ohne sich indessen in der Mittellinie zu erreichen. Mit dem O. ischii schließt es zusammen das Foramen obturatorium ein. Das O. ischii ist nach unten und hinten gerichtet, wobei es nach hinten hin allmählich breiter wird.

Wenn man eine Ente vom Bauch her präpariert, erscheint nach Abtragung der Haut zunächst der M. obliquus abdominis externus. Er steigt von den Processus uncinati der Rippen schräg ventral nach hinten hinab und setzt an die Außenfläche des Schambeins an. Die Muskelbündel beider Seiten sind aponeurotisch in der Mittellinie des Bauches verbunden. Nach innen zu folgt der M. obliquus abdominis internus, der sich zwischen der letzten Rippe und dem Schambein mehr auf der Seitenwand des Abdomens ausdehnt. Seine Fasern laufen schräg von oben nach unten. Den Hauptteil der Bauchmuskulatur macht der paarige M. rectus abdominis aus, der vom Hinterrand des Sternums bis an das Schambein reicht; die Aponeurosen beider Muskeln bilden in der Mittellinie des Bauches die Linea alba. Endlich folgt als tiefster Bauchmuskel, von den vorigen bedeckt, unmittelbar auf dem Peritoneum der M. transversus abdominis; er reicht von der vorderen Hälfte des Schambeins bis zum oberen Drittel des Bauches, seine Fasern verlaufen größtenteils quer. Von diesen vier Muskeln ist keiner auf meinen Abbildungen dargestellt.

Die Seitenwände und der Rückenteil des hinteren Beckenabschnittes werden im wesentlichen von der Steiß- und Schwanzmuskulatur gebildet. So ziehen zunächst vom hinteren Rand des O. pubis zwei Mm. pubococcygei ab. Vom hintern Rand kommt von seinem letzten, distalen Drittel der M. pubococcygeus externus und zieht schräg nach oben und hinten hin, bis er ziemlich verjüngt dicht hinter dem M. iliococcygeus an den Steuerfedern des Schwanzes ansetzt (*M. pub. cocc. ext.* Taf. XIV, Fig. 1—3, 5—8). Mit seinen Fasern mischen sich an seinem Ursprung außen die des M. obliquus abdominis externus und innen die des

M. transversus abdominis. Der zweite Muskel, der M. pubococcygeus internus (*M. pub. cocc. int.*, Taf. XIV, Fig. 2, 3, 5—8) ist äußerlich zunächst nicht sichtbar, er wird nämlich überdeckt von dem M. pubococcygeus externus, vom M. transversus cloacalis und von dem langen Kopf des M. caud-ilio-femoralis. Er entspringt fächerförmig an der Innenfläche des O. pubis und des benachbarten Teiles des O. ischii. Der Muskel läuft schräg nach hinten und oben, wobei er schmäler wird, bis er dann an der Haut des ventralen hinteren Steißteiles endet. Nach innen liegt der Muskel dem Peritoneum unmittelbar auf. Ihn überdeckt, wie schon erwähnt, in seinem dorsalen Teil der M. caud-ilio-femoralis. Derselbe besteht bei der Ente aus einer Pars caudi-femoralis, welche allein auf meinen Zeichnungen zu sehen ist, und einer Pars ilio-femoralis. Die Pars caudi-femoralis (*M. cd. il. fem.*, Taf. XIV, Fig. 1—3) ist ein langer, mäßig dicker Muskel, der von den Querfortsätzen einiger Schwanzwirbel entspringt, dann unterhalb des M. caud-ilio-flexorius über den hinteren Teil des O. ischii läuft und am hinteren Rande des Femur inseriert, wo auch die Vereinigung mit der Pars ilio-femoralis desselben Muskels erfolgt. Auch dieser Muskel liegt zum Teil wie der M. pubococcygeus internus dem Peritoneum auf. Nach Abtragung der Pars ilio-caudalis würden wir die Pars ilio-femoralis zum Vorschein kommen sehen, deren Ursprung von den Seitenrändern des O. ilii über die angrenzenden Teile des O. ischii bis auf den ersten Schwanzwirbel reicht. Weiter dorsal folgt als langer schmaler Muskel der M. ilio-coccygeus (*M. il. cocc.*, Taf. XIV, Fig. 1—3). Er erscheint nach Wegnahme der Haut auf der Rückenseite des Schwanzes neben dem M. levator coccygis. Der Muskel entspringt vom distalen Teile des Ilium auf dessen Rückenfläche und von den Querfortsätzen der meisten Schwanzwirbel fleischig, verläuft vom Ursprung aus gradewegs nach hinten und etwas seitlich nach außen und inseriert an der Dorsalfläche der 4.—5. Steuerfedern. Die dorsale Muskulatur des Schwanzes wird vom M. levator coccygis (*M. lev. cocc.*, Taf. XIV, Fig. 1—3) gebildet, dem auf der Ventralseite der Wirbelsäule der M. depressor coccygis (*M. depr. cocc.*, Taf. XIV, Fig. 6, 8) entgegenwirkt. Nach vorn hin von diesen Muskeln ist noch zu erwähnen die Ursprungspartie des M. caud-ilio-flexorius (*M. cd. il. flex.*, Taf. XIV, Fig. 1—3), der lateral vom M. levator coccygis auf dem dorsalen Ilium und weiter hinten von der ersten freien Schwanzrippe her entspringt.

Zur Kloakenmuskulatur gehört zunächst der M. transversus cloacalis (*M. tr. cl.*, Taf. XIV, Fig. 1, 8). Dieser paarige Muskel inseriert am dorsalen Teile des O. pubis in dessen proximalem Drittel und läuft schräg nach unten und hinten, umfaßt den unteren Teil des M. sphincter cloacalis und setzt an dessen Seitenteilen und hinterem Teil an, indem seine Fasern in die des Sphinkter übergehen. Der eigentlichste Kloakenmuskel ist der M. sphincter cloacalis (*M. sph. cl.*, Taf. XIV, Fig. 1—8). Bei ihm habe ich eine Teilung in zwei Schichten, eine äußere und eine innere, stets nachweisen können. Diese Trennung ist gut zu verfolgen, wenn man einem Zweig der A. pudenda communis nachgeht, der am hinteren Rand des M. transversus cloacalis bis zum Sphinkter verläuft. Dieser Arterienzweig tritt nämlich zwischen beide Schichten des M. sphincter cloacalis und verzweigt sich besonders auf der Innenwand der oberen Schicht stark. Proximal ist der Muskel stark verdickt; an der dem Körperende zugekehrten Seite scheint diese Verdickung besonders stark zu sein. Bei näherer Betrachtung ergibt es sich, daß sich hier der basale Teil ein Stück nach außen umgerollt hat und in dieser Lage durch starkes Bindegewebe fixiert worden ist. In den basalen Teil setzt sich die doppelte Schichtung nicht fort, seine Verdickung gehört allein der inneren Schicht an. Nach den Seiten hin wird die Umrollung schwächer, der Muskel nimmt allmählich wieder sein normales Aussehen an. Nahe dem After ist der Sphinkter mit der äußeren Haut innig verwachsen, so daß er auf deren Beweglichkeit in der nächsten Nähe des Afters von Einfluß sein muß. In dem proximalen Teil finden wir grobe Fasern zirkulär verlaufend; feinste Fasern, ebenfalls ringförmig angeordnet, kennzeichnen den am meisten distal gelegenen Teil. Dazwischen verlaufen auf der kaudalen wie auf der kranialen Seite des Sphinkters die Fasern schief in proximaler Richtung auf bindegewebige Septa zu, die auf beiden Seiten, kranial wie kaudal, beide Schichten des Muskels in der Mittellinie durchsetzen. Dem Septum der kaudalen Seite folgend ist der M. sphincter cloacalis auf Taf. XIV, Fig. 5 und 7 aufpräpariert dargestellt worden. Das Septum auf der kaudalen Seite des Muskels ist basal am stärksten, das auf der kranialen Seite des Muskels habe ich nur distal entwickelt gefunden. Was im besonderen die beiden Schichten anlangt, so ist die innerste Schicht des Muskels basal, die äußerste distal am stärksten entwickelt. Beide Schichten sind durch lockeres Bindegewebe getrennt und so bis zu einem gewissen Grade aufeinander ver-

schiebbar. Die Tätigkeit des Sphinkters ist für die Entleerung des Enddarmes und auch für die Umstülpung des Proktodalums während der Erektion von Bedeutung, wie wir noch später sehen werden.

Zwei weitere Kloakenmuskeln stehen in engerer Beziehung zum Penis selbst, sie werden von mir ihrer Lage nach als M. retractor penis posterior und M. retractor penis anterior bezeichnet. Für ihre Beschreibung sind einige Einzelheiten im Bau des Penis vorausgesetzt, die der Leser auf p. 653 ff. ausführlich dargestellt findet. Der M. retractor penis posterior (*M. r. p. p.*, Taf. XIV, Fig. 1—7) entspringt neben der Insertion des M. pubo-coccygeus externus an der Haut der Steuerfedern des Schwanzes, und zwar liegt sein Ursprung dicht hinter der Insertion des erwähnten Muskels. Er ist an dieser Stelle nahezu walzenförmig, etwa 4 mm dick; je weiter er sich vom Ursprung entfernt, desto mehr erscheint er von oben nach unten zusammengedrückt. Der Muskel läuft schräg nach vorn bis zum basalen Teil des M. sphincter cloacalis und verschwindet unter diesem. Wenn wir nun den Sphinkter auf den Seiten abnehmen, so sehen wir, wie der M. retractor penis posterior (*M. r. p. p.*, Taf. XIV, Fig. 2) auf jeder Seite über den basalen Teil des Penis, den Lymphbildungsraum, nach unten verläuft, sich in einer Kurve nach der ventralen Kloakenwand wendet, bis nahe zur ventralen Mittellinie zieht, wo sich schließlich die Muskeln beider Seiten nahezu berühren. Der Muskel wirkt als Rückzieher auf den basalen Teil des Penis ein.

Der M. retractor penis anterior ist im Gegensatz zu dem vorigen Muskel nur dürftig entwickelt. Er entspringt von dem knöchernen Becken (*M. r. p. a.*, Taf. XIV, Fig. 3, 6, 8), und zwar mit einer leichten Verbreiterung, die auch gespalten sein kann, am Hinterrand des O. ischii als dünnes, schmales Band und zieht nun, dem M. pubococcygeus eng anliegend, gerade nach hinten; schließlich tritt er auf jeder Seite unter dem M. sphincter cloacalis in die dorsale Wand des Lymphbildungsraumes ein. Dort wird er, besonders auf der rechten Seite, ganz unscheinbar. Bald gabelt er sich; während der schwächere Teil geradeaus bis an die Seiten des faserigen Körpers zieht und dort ansetzt, wendet sich der stärkere Teil schräg nach unten und inseriert genau in dem Winkel, den der Penis an seinem Ursprung mit der Kloakenwand bildet, etwa dort, wo außen die Eingänge in die Drüsentaschen (*dr*, Taf. XIV, Fig. 5) sichtbar werden, an der Schleimhaut der Penisbasis von innen. Der Muskel wird demnach auf

die Peniswurzel als Rückzieher wirken. Bedeutend kann seine Leistung aber nicht sein, denn er ist an und für sich mäßig entwickelt, in seinem distalen Teil aber so schwach, daß ich ihn machmal nur noch schwer bis zur Insertion verfolgen konnte.

Die Nervenversorgung der Kloake und des Begattungsorgans hat ROBERT MÜLLER (Lit. 28, p. 467 ff.) nach früheren Beobachtungen zusammengefaßt. Uns soll hier nur der Nerv etwas näher beschäftigen, durch dessen Reizung die Erektion erfolgte.

Die Nervenplexus im Becken zerfallen in folgende Gruppen: I. Plexus cruralis s. lumbalis, II. Plexus ischiadicus, III. Plexus pudendus. Von diesen hat der erste Plexus gar keinen Anteil an der Nervenversorgung der Kloake, aus dem zweiten Plexus kommt nur ein kleiner Nerv in Betracht, der den M. sphincter cloacalis versorgt. Vom Plexus pudendus werden die Mm. pubococcygei, der M. iliococcygeus, der M. sphincter cloacalis und der M. transversus cloacalis versorgt, ferner die Haut in der Nähe des Afters.

Der Sympathicus löst sich an der Ursprungsstelle der A. pudenda communis auf und umspinnt mit einem dichten, feinen Netz die A. pudenda und den neben ihr laufenden Ureter samt dem V. deferens. Der Teil des Sympathicus, der auf der rechten Seite der A. sacromedia verläuft, ist mit dem linken durch viele kleine Fäserchen verbunden. Unterhalb der A. ischiadica verläuft er, ebenso wie der linke Teil, der A. sacromedia dicht aufliegend. Zum größten Teil aus der linken Seite des Sympathicus entsteht in seinem unteren Drittel ein sympathisches Nervengeflecht aus drei oder vier Wurzeln, aus dem ein Nerv hervorgeht, der unterhalb der A. mesenterica inferior nach hinten verläuft. Ich habe ihn auf Taf. XIV, Fig. 8, *Nn. erig.* eingetragen. Stämmchen aus diesem Nerven gelangen mit den Ästen der erwähnten Arterie zum Enddarm und an diesem bis zur Kloake. Dieses Nervenbündel enthält die Nn. erigentes, wie es ECKHARD (Lit. 7, p. 119) gefunden und beschrieben hat. Von seinen Nerven wird der paarige Lymphbildungsraum mit den gefäßreichen Körpern versorgt. Von dort aus habe ich feine Nervenäste in den einstülpbaren Teil des Penis hinein verfolgen können, ihre Feinheit verhinderte aber eine genaue Präparation, auch sind die Fasern schlecht von den zahlreichen Bindegewebsfibrillen zu unterscheiden.

Um einen Überblick über die Arterien (vgl. Taf. XIV, Fig. 8 und Textfig. 19 am Ende der Arbeit; sämtliche Gefäßbezeichnungen beziehen sich auf diese Textfigur) zu gewinnen, welche die Kloake und das Begattungsorgan versorgen, betrachten wir den Verlauf der Aorta descendens und ihrer Zweige von der Abgabe der A. ischiadica an. Nachdem die Aorta sieben Aa. sacrales, von denen die hintersten die stärksten sind, auf jeder Seite abgegeben hat, teilt sie sich auf dem letzten Kreuzbeinwirbel in die A. coccygea media *(A. cocc. med.)* und die paarige A. pudenda communis *(A. pud. com.)*. Von ihnen hat die A. coccygea media mit der Gefäßversorgung der Kloake nichts mehr zu tun. Sie gibt vor jedem der Steißbeinwirbel symmetrisch auf beiden Seiten einen Zweig ab, der nach oben in die dorsale Muskulatur des Schwanzes steigt. Der zweite und dritte von diesen Ästen versorgen dabei auch noch die Steißdrüse. Auf dem Pygostyl löst sich die nur noch ganz zarte A. coccygea media in drei Ästchen auf.

Aus der A. pudenda communis dextra entspringt kurz nach ihrem Beginn die A. mesenterica inferior (= A. haemorrhoidalis media Hahn) *(A. mes. inf.)*. Die Arterie geht in das Mesorektum und teilt sich dort nach kurzem Verlaufe, ein Zweig läuft neben der V. coccygeomesenterica nach oben, der Hauptteil der Arterie wendet sich nach unten zur Kloake, gibt auf dem Wege noch einen stärkeren Ast an das Rektum ab und versorgt mit seinen Endästen das Coprodaeum.

Die A. pudenda communis selbst *(A. pud. com.)* verläuft über den oberen Rand des M. depressor coccygis und gibt beim Übertritt auf den M. caud.-ilio-femoralis, Pars ilio-caudalis (Taf. XIV, Fig. 8 *M. cd. il. fem.*) einen kleinen Seitenzweig ab, der sich auf dem Peritoneum verzweigt. Ein Seitenast dieses Zweiges steigt längs dem Ureter zum untersten Nierenlappen auf; statt dessen habe ich bei der letzten Injektion, nach der Taf. XIV, Fig. 8 hergestellt ist, nur ein kleines Gefäß, das sich zum Peritoneum begab, gefunden.

Nun tritt die A. pudenda communis an den Ureter heran und läuft neben ihm nach unten. Sowie die Arterie an den Ureter gelangt, gibt sie nach außen einen starken Seitenzweig ab, der sich sofort in zwei gleichstarke Teile gabelt, beide versorgen den M. transversus cloacalis mit Blut. Ein Zweig des hinteren Teiles tritt zwischen die Schichten des M. sphincter cloacalis und

verzweigt sich hier stark auf der Innenseite beider Schichten, besonders der oberen.

Nach kurzem Verlauf neben dem Ureter gibt die A. pudenda communis einen schwächeren Ast, die A. haemorrhoidalis infima (*A. haem. inf.*) ab, welcher am äußeren Seitenende des M. depressor coccygis zur Kloake hinzieht; nahe der Kloake gibt er nach innen einen kleinen Zweig zur Basis der Bursa Fabricii ab, der mit dem entsprechenden Zweig der anderen Seite anastomosiert. Bald nach der Abgabe der A. haemorrhoidalis infima entsendet die A. pudenda communis ein Ästchen nach hinten zum M. caud-ilio-femoralis, Pars caudi-femoralis, das nach kurzem Verlaufe in den Muskel eintritt. Danach teilt sich die Arterie auf dem Innenrand des M. pubococcygeus internus in die A. pudenda externa (*A. pud. ext.*) und die A. pudenda interna s. A. profunda penis (Hahn) (*A. pud. int.*). Die A. pudenda externa endet bald nach ihrem Urspunge durch Verzweigung auf dem M. pubococcygeus internus. Die A. pudenda interna folgt dem Laufe des Ureters bis zur Kloake, gibt auf dem Wege mehrfach Ästchen an Ureter und V. deferens ab und durchbohrt schließlich links und rechts die Wand des Lymphbildungsraumes auf seiner der Kloake zugekehrten Seite, tritt in ihn ein und bildet hier mit vielen feinen, untereinander verbundenen Zweigen das Arteriengeflecht des gefäßreichen Körpers (*gef. K.*, Taf. XIV, Fig. 3, 4, 6). Kurz vor der Bildung des gefäßreichen Körpers zeigt die A. pudenda interna auf etwa $1^1/_2$ cm Länge eine Verdickung (Taf. XIV, Fig. 3, *A. pud. int.*), die schon Barkow (Lit. 2, p. 710) beobachtet hat. Die genaue Verzweigung der Arterie in den gefäßreichen Körpern wird bei deren Schilderung gegeben werden. Aus den Lymphbildungsräumen tritt die A. pudenda interna mit bedeutend geringerem Kaliber durch die hintere Öffnung des Raumes in den distalen Teil des Penis ein (Taf. XIV, Fig. 4) und verläuft hier zu den Seiten der Rinne, wobei sie viele Zweige abgibt, welche, zum Teil den Trabekeln folgend, das Innere des Penis durchziehen oder in der Wand des Gliedes verlaufen.

Bei der Schilderung der Venen ist eine Übersicht über die Gefäße, welche das Blut aus dem Hinterkörper des Tieres sammeln, deshalb nötig, weil wir später die Lymphbahnen bis zu den Punkten verfolgen wollen, wo die im Lymphbildungsraum entstandene Lymphe dem Venensystem zugeführt wird. Dabei ist für uns das Wurzelgebiet der Vv. hypogastricae wichtig.

Die Venen laufen bei den Vögeln durch die Nieren und stehen mit dem Pfortadersystem in Verbindung. Die V. hypogastrica besteht aus einer Pars pelvica, dem Nierenteil, und einer Pars posterior, welche bis zum Venenbogen reicht. Nur die Venen, welche diesem zweiten Teil zustreben, kommen für uns in Betracht, das sind die V. cutanea pubica, die V. cutanea caudae inferior, die V. pudenda und die V. muscularis caudae inferior. Die V. pudenda (*V. pud.*) entsteht im Penis zu beiden Seiten der Samenrinne, tritt darauf in den Lymphbildungsraum durch dessen hintere Öffnung ein und läuft neben der A. pudenda interna durch den gefäßreichen Körper. Dabei nimmt sie eine kleine Vene von der oberen, hinteren Wand des Lymphbildungsraumes auf. Den gefäßreichen Körper verläßt die Vene dort, wo die A. pudenda in ihn eintritt; sie folgt nun, stärker geworden, dem Lauf des Ureters nach vorn, dabei nimmt sie die V. muscularis caudae inferior (*V. musc. inf.*) auf, die von der unteren Schwanzmuskulatur kommt und vereinigt sich mit dem gemeinsamen Stamm der V. cutanea caudae inferior und der V. cutanea pubica (*V. cut. inf.* und *V. cut. pub.*), die beide aus der Muskulatur des Steißes und der Haut dieser Gegend kommen. Diese Verhältnisse habe ich nur links gefunden, rechts fehlte die V. cutanea caudae inferior. Die V. pudenda folgt noch weiter dem Ureter, nimmt dabei eine kleine Peritonealvene, die ich nur links gefunden habe, auf und mündet schließlich in den gemeinsamen Bogen der Vv. hypogastricae ein, der durch Vereinigung der Vv. hypogastricae über der Aorta in der Mittellinie entsteht. Dort entsteht aus dem Venenbogen die unpaare V. coccygeomesenterica; sie nimmt die V. haemorrhoidalis auf (*V. haem.*), welche neben der A. mesenterica inferior verläuft und vom Coprodaeum herkommt.

In den Venenbogen ergießen sich die Vv. coccygeae, von denen wir zwei äußere (obere) und zwei innere (untere) unterscheiden. Sie sind für uns deshalb besonders wichtig, weil sie nach R. Müller (Lit. 28, p. 473) mit dem dorsalen Lymphherzen in Verbindung stehen, das an der Artikulation von Steißbein und Kreuzbein liegt. Von dem Lymphherzen gehen zwei Venenäste aus, der vordere tritt durch das Foramen sacrale in den Venenbogen ein dicht bei der Abgangsstelle der V. coccygeomesenterica, während der hintere in eine der Vv. coccygeae superiores tritt. Diese Venen sind beim Enterich überhaupt stark entwickelt. Sie entstehen auf jeder Seite zwischen dem 3. und 4. Steißbeinwirbel aus drei Zweigen, welche das Blut aus

der Haut der Steuerfedern, den Steißdrüsen und der dorsalen Schwanzmuskulatur sammeln. Die Vv. coccygeae internae sind dagegen sehr zart, sie setzen sich aus einigen Muskelvenen zusammen und werden von den Vv. coccygeae externae aufgenommen. Die Stämme der Vv. coccygeae münden nach meinen Beobachtungen getrennt in den Venenbogen der Vv. hypogastricae ein; NEUGEBAUER (Lit. 29, Seite 616) gibt an, daß sie sich vor der Mündung zu einem starken Stamm vereinigen.

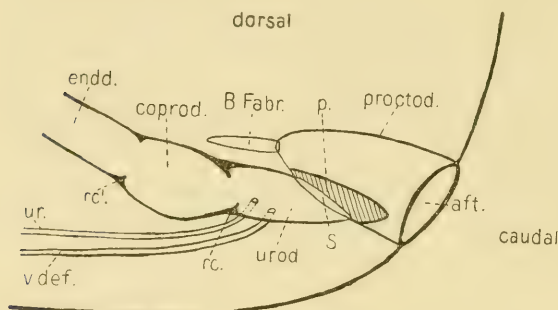
Die Verteilung der Lymphgefäße im Becken wird erst später bei der Schilderung des erigierten Penis besprochen werden.

b) Die Kloake.

Der Endabschnitt des Darmkanals bildet bei den Vögeln eine Kloake, indem in einen gemeinsamen Raum die Ausführwege von Darm, Nieren und Geschlechtsorganen ihre Produkte entleeren. Die Kloake weist eine Gliederung in drei Kammern auf, die mehr oder minder deutlich stets vorhanden ist. GADOW hat für diese Kloakenräume Bezeichnungen vorgeschlagen, die sich jetzt vollständig eingebürgert haben, nachdem die Ontogenie ihre morphologische Selbständigkeit bewiesen hat. Die vorderste Kammer, das Coprodaeum, schließt unmittelbar an den Enddarm an und nimmt dessen Produkte auf (*coprod.*, Taf. XIV, Fig. 6 und Textfig. 4). Durch eine Ringfalte (Textfig. 4 *rc*) von ihr getrennt ist das Urodaeum (*urod.*, Taf. XIV, Fig. 6 und Textfig. 4), die zweite weiter nach hinten folgende Kloakenkammer. Diese nimmt den Harn und die Geschlechtsprodukte auf. Darauf folgt nach hinten, ebenfalls durch eine Falte von der vorhergehenden geschieden, das Proctodaeum (*proctod.*, Taf. XIV, Fig. 5 und 7, Textfig. 4), das bis zum After reicht. Von seiner ventralen Wand erhebt sich das Begattungsorgan (Textfig. 4). Um dessen Beziehungen zur Kloake genau zu würdigen, beginne ich mit einer eingehenden Darstellung der drei Kloakenkammern bei der männlichen Ente.

Das Coprodaeum (*coprod.*, Taf. XIV, Fig. 6) ist als blasige Erweiterung des Enddarmes zu betrachten, lediglich zur Aufnahme der Exkremente bestimmt. Der Darm mündet am vorderen Ende in diese Blase, etwas von links und schräg unten kommend ein. Das Coprodaeum ist nämlich etwas asymmetrisch gegen die Medianebene des Körpers gelagert, weil der links in einen Knäuel zusammengewickelte Penisblindschlauch es nach

rechts drängt (vgl. Taf. XIV, Fig. 8 *penis*). Erst während der Erektion nimmt es wieder eine nahezu symmetrische Lage ein. Diese asymmetrische Lagerung ist schon bei jungen Tieren ausgeprägt, ich fand sie bei einem Tier, das noch keinen über die Kloake hinaus entwickelten Penisblindsack hatte. Die Mündung des Enddarmes in das Coprodaeum wird durch einen Ringwulst bezeichnet, den ich verschieden stark ausgebildet gefunden habe. In ihm ist eine Ringmuskulatur mäßig stark entwickelt; jedenfalls kann durch ihn das Coprodaeum gegen den Enddarm abgeschlossen werden. Die Wand der ersten Kloakenkammer ist von einer glatten, drüsenlosen Schleimhaut ausgekleidet, welche zarte Falten bildet; diese werden beim Übergang in die nächste Kammer, das Urodaeum, stärker.



Textfig. 4. Schematischer Längsschnitt durch die Kloake eines Enterichs. Die Bursa Fabricii ist in der jungen Tieren eigentümlichen starken Ausbildung dargestellt. *endd.* Enddarm, *coprod.* Coprodaeum, *urod.* Urodaeum, *proctod.* Proktodaeum, *rc'.* Falte zwischen Enddarm und Coprodaeum, *rc* Falte zwischen Coprodaeum und Urodaeum, *S* Schlitz vom Urodaeum nach dem Proctodaeum, *p.* Penis, *B. Fabr.* Bursa Fabricii, *ur.* Ureter, *v. def.* Vas deferens, *aft.* After.

Durch eine starke, regelmäßig ausgebildete Ringfalte mit ziemlich kräftiger zirkulärer Muskulatur, welche von vorn nach hinten zusammengedrückt erscheint, wird der Übergang vom Coprodaeum in das Urodaeum (Taf. XIV, Fig. 6 *urod.*) vermittelt. Es ist die kleinste Kloakenkammer, das erklärt sich leicht aus seiner Funktion, denn obwohl in ihm die Harnleiter und die Vasa deferentia münden, benutzen Harn und Samen das Urodaeum doch nur zum Durchgang. Der Harn steigt in das Coprodaeum auf und mischt sich dort mit den festen Exkrementen, der Samen fließt aus dem Urodaeum auf die Samenrinne des Begattungsorganes ab. Abgesehen von seiner geringen Länge ist das Urodaeum auch viel weniger breit als das Coprodaeum und besitzt nicht die der vordersten Kloakenkammer eigentümliche walzenförmige Rundung, sondern ist seitlich etwas zu-

sammengedrückt. Dazu wird seine Lichtung noch von dem im Proctodaeum mächtig entwickelten Begattungsorgan eingeengt. Der Ausdehnung dieses letzteren ist es wohl auch zuzuschreiben, daß das Urodaeum etwas in das Coprodaeum hineingedrängt wird, so daß beide Kammern sich wie ein größerer und ein kleinerer Zylinder verhalten, die man etwas ineinander geschoben hat. Nicht weit von der Ringfalte, welche Urodaeum und Coprodaeum trennt, münden auf den Seitenwänden des Urodaeums die Ureteren (*Ur.*, Taf. XIV, Fig. 6) auf kleinen Papillen aus, die sich als ovale Wülste wenig über die Kloakenwand erheben. Die Öffnungen der Ureteren in diesen Wülsten sind feine, längsgestellte Schlitze. Die Mündung des linken Ureter fand ich stets gegen die des rechten ein wenig weiter nach vorn verschoben. Noch weiter distal und näher gegen die ventrale Mittellinie zusammengerückt öffnen sich die Vasa deferentia (*V. def.*, Taf. XIV, Fig. 6, 8) auf kleinen, kegelförmigen Papillen in das Urodaeum. Auch hier ist die linke Mündung weiter nach vorn verschoben. Diese Unsymmetrie in der Mündung der Harn- und Samengänge bildete die Regel. Allzu großer Wert wird aber darauf nicht zu legen sein, denn einmal fand ich auch umgekehrte Verhältnisse, indem gerade die rechtsseitigen Mündungen weiter nach vorn verschoben lagen. Die Papillen der Vasa deferentia liegen der Kloakenwand nahe an und schauen nach hinten, auf ihrer Spitze tragen sie die Mündungen der Samenleiter. Von besonderer Bedeutung sind in der Wand des Urodaeums noch Falten- und Drüsenbildungen. Schon am hinteren Ende des Coprodaeums erhoben sich leichte Falten in der Schleimhaut; sie laufen über die Ringklappe, welche Coprodaeum und Urodaeum scheidet, in dieses hinein und vertiefen sich hier unter ziemlich längsgerichtetem Verlauf. In der Gegend der Genitalpapillen machen sie papillären Erhebungen der Schleimhaut Platz, welche eine bestimmte Anordnung zeigen, insofern sie auf jeder Seite deutlich in drei Gruppen geschieden sind, die durch eine leichte Faltung der Schleimhaut gegeneinander abgesetzt bleiben. Auf ihren Spitzen weisen sie die Mündungen kleiner Drüsen auf, die sämtlich nach den Genitalpapillen hin gerichtet sind. Nach hinten werden die papillären Erhebungen immer niedriger und verschwinden schließlich ganz beim Übergang in das Proctodaeum.

Mit der letzten Kloakenkammer, dem Proctodaeum (*proctod.*, Taf. XIV, Fig. 5, 7), ist das Urodaeum durch einen etwa 9 mm langen, schmalen Schlitz verbunden, der in der Längsrichtung

des Körpers von vorn oben nach hinten unten verläuft (s. Textfig. 4). Dieser Schlitz kommt dadurch zustande, daß sich in der angegebenen Richtung die Kloakenwand in zwei Wülsten erhebt, die dann jenen Schlitz zwischen sich einschließen. Diese Erhebungen der Kloakenwand bilden die Wurzel des Begattungsgliedes, ich werde deswegen weiter unten genauer auf sie zurückkommen. Jenseits der Grenzfalten gegen das Urodaeum erweitert sich die Kloake zu einem zylindrischen Raum mit kranialer stumpfer Spitze, dessen Lumen allerdings durch den Penis ganz beträchtlich eingeengt wird. Dieser Raum, das Proctodaeum, bildet nicht lediglich die Fortsetzung des Urodaeums nach hinten, denn dann würde er wohl von dem Schlitz, der die Grenze beider Kammern darstellt, geradewegs bis zum After führen. Er zieht sich aber an der Basis der Falten, welche den Schlitz begrenzen, nach oben und kopfwärts hin in einen abgestumpften Divertikel (*div.*, Taf. XIV, Fig. 5, 7; vgl. auch Textfig. 4) aus, dessen Ende den Eingang in die vielumstrittene Bursa Fabricii enthält. Bekanntlich ist die Bursa ein Organ, das auf Jugendstadien wohlentwickelt ist, aber bis zur eintretenden Geschlechtsreife allmählich rückgebildet wird. Ich fand bei einem jungen Enterich die Öffnung an der Dorsalseite des Proctodaeums, welche in die Bursa führte, 6 mm im Durchmesser. Durch diese Öffnung gelangte man in eine kleine Höhle von 4 mm Länge, diese war wieder gegen die übrige Bursa durch eine Ringfalte von 3 mm lichter Öffnung begrenzt. Durch diese letzte Ringfalte kam man in eine langgestreckte Höhle, die das Lumen eines walzenförmigen Körpers bildete, welcher sich 28 mm lang und 5 mm dick dorsal von der Kloake ins Mesorektum fortsetzte und dort leicht zugespitzt endete. Das Proctodaeum war bei demselben Tier 30 mm lang. Bei alten Tieren habe ich demgegenüber die Bursa Fabricii bedeutend zurückgebildet angetroffen, ihre Maße betrugen einmal 7 mm Länge und 5 mm Dicke, ein andermal nur 5 mm Länge und 3 mm Dicke; in beiden Fällen war das Lumen sehr eng und die Schleimhaut im Innern stark gerunzelt.

Fabricius ab Aquapedente hat 1687 zum erstenmale das nach ihm Bursa Fabricii genannte Anhangsgebilde der Vogelkloake beschrieben. Trotzdem das Organ seitdem bis in die neueste Zeit Bearbeitungen genug erfahren hat, ist man dem Ziel, seine Funktion und seine Homologie mit Organen anderer Wirbeltiere zu ergründen, nicht wesentlich näher gekommen. Daß die Bursa mit den Geschlechtsorganen unmittelbar nichts zu tun haben

kann, beweist die Tatsache, daß das Organ in der Zeit, in welcher das Begattungsorgan erst seine richtige Größe erhält, nahezu bis zum Schwund zurückgebildet wird. Nach Berthold schwindet die Bursa bei den Wasservögeln später und ist dort überhaupt stärker als bei den Landvögeln entwickelt. Früher betrachtete man allgemein die Bursa Fabricii als secernierende Drüse, die neueren Forscher bestreiten aber fast durchweg diese Funktion, wenigstens beim erwachsenen Tier. Wenckebach, der dem Organ eine eingehende Studie gewidmet hat (Lit. 37), findet in hm nur eine mäßige, von Becherzellen herstammende Schleimabscheidung. Direkte Beziehungen der Bursa Fabricii zum Begattungsorgan habe ich nicht finden können. Von Wenckebach ist die Vermutung ausgesprochen worden, daß eine Homologie mit den Analsäcken der Chelonier nicht ausgeschlossen ist, und in der Tat ist die Lagerung beider Organe zur Kloake die gleiche.

Wir betrachten nun die beiden oben erwähnten wulstigen Falten genauer, welche den engen Schlitz einschließen, der vom Urodaeum zum Proctodaeum führt (*S*, Taf. XIV, Fig. 7). Diese Wülste bilden die Ansatzstelle des Penis an der Kloakenwand; von ihnen ist der linke Wulst (*Wl*, Taf. XIV, Fig. 7) stark ausgebildet und gegen die Kloake erheblich vorgewölbt, er nimmt die linke Seite der ventralen Proctodaeumwand vollständig ein, während der rechte Wulst (*Wr*, Taf. XIV, Fig. 7) nur einen geringeren Teil der entsprechenden anderen Seite ausfüllt. Beide Wülste erheben sich etwas kranialwärts vor dem Beginn des Schlitzes (Taf. XIV, Fig. 7 *S*), und zwar der linke etwas weiter vorn als der rechte. Darauf laufen sie neben dem Schlitz in die Höhe, wobei der linke an Breite und Höhe beträchtlich zunimmt, und vereinigen sich schließlich, das distale Ende des Schlitzes umgreifend und sich zugleich nun stärker in einer stumpfen Spitze von der Kloakenwand abhebend zu einem einheitlichen Körper. Vor ihrer Vereinigungsstelle hat der Schlitz *S* sein Ende gefunden, er setzt sich aber als Rinne auf den entstandenen Körper fort. Von dem äußeren Aussehen der Wülste ist noch nachzutragen, daß der linksseitige Wulst gegenüber dem rechten ziemlich glatt aussieht. Falten treten auf beiden Erhebungen nur an ihren Rändern gegen die Kloakenwand und gegen den Schlitz *S* hin auf. Von der Spitze der aus den besprochenen Seitenwülsten hervorgegangenen Erhebung senkt sich eine sackförmige Vertiefung unter mehrfacher Faltenbildung der Schleimhaut ein und setzt sich als Schlauch unterhalb des linken Basalwulstes nach

innen fort. Sie trägt die Fortsetzung der an den Schlitz sich anschließenden Rinne, die von zwei deutlich abgesetzten Hautfalten begleitet wird. Der eingestülpte Schlauch wird schließlich von der Kloakenwand ganz frei und tritt linkerseits in die Leibeshöhle ein. Dort liegt er in mehreren unregelmäßigen Windungen, welche von elastischem Gewebe umhüllt sind, zu einem Knäuel aufgerollt (*penis*, Taf. XIV, Fig. 8), sein Ende ist wieder nahe seinem Austritt aus der Kloake an deren äußeren Ventralwand durch Bindegewebe befestigt. Der ganze Knäuel ist vom Peritoneum umschlossen. Infolge der starken Entwicklung des zusammengerollten Blindschlauches an der linken Seite des Coprodaeums wird dieses, wie schon oben erwähnt, nach rechts abgedrängt.

Die Schleimhaut des Proctodaeums bildet feine, meist längsverlaufende Falten, die sich bis in die Bursa Fabricii fortsetzen und an ihrem Eingang etwas stärker hervortreten; sie ist ferner mit kleinen Warzen, welche die Mündungen von kleinen Drüsen tragen, besetzt. Diese Warzen treten in der Gegend, wo sich das Begattungsorgan frei aus der Wand des Proctodaeums erhebt, stärker hervor. In der Furche, welche der linke Basalwulst des Penis mit der Kloakenwand bildet, gerade vor der Stelle, wo das Begattungsorgan endgültig von der Proctodaeumswand loskommt, führen drei Öffnungen in Drüsentaschen, und zwar eine größere mehr seitwärts und zwei kleinere dicht daneben näher dem Begattungsorgan. Rechts finde ich in der gleichen Höhe zwei ähnliche Öffnungen von derselben Größe wie die beiden kleineren der linken Seite (*dr* Taf. XIV, Fig. 7, links sind auf diesem Bilde die Drüsenöffnungen von dem basalen Teil des Begattungsgliedes verdeckt), doch ist ihre Zahl und Lagerung keine ganz regelmäßige. Ein andermal habe ich nämlich die Mündungen der beiden kleineren Drüsentaschen links in einer Einsenkung der Kloakenwand vereinigt gefunden, so daß rechts und links vom Begattungsorgan je zwei Poren in der Kloakenwand zu sehen waren. Dann habe ich wieder einmal drei Drüsenmündungen auf jeder Seite des Begattungsorgans gefunden, wie es auch Barkow (Lit. 1 a, p. 450) angibt. J. Müller (Lit. 27, p. 148) beschreibt an der analogen Stelle bei Struthio Drüsenbälge in der Kloakenschleimhaut. Gadow (Lit. 11, p. 847) gibt an, daß sich solche Drüsen auch im Proctodaeum von Vögeln finden, welche kein Begattungsorgan haben, und glaubt daher, daß sie nicht zum Penis gehören. Jedenfalls haben sie beim Enterich in allen von mir untersuchten Fällen eine charak-

teristische Lage zum Begattungsorgan (vgl. auch *dr*, Taf. XIV, Fig. 5). Von den Stellen ab, wo die Schleimhaut der Kloake auf das Begattungsorgan übergeht, hören alle Drüsenbildungen in ihr auf. Damit ist trotz des allmähligen Überganges ein scharfer Unterschied zwischen der Kloakenwand und dem Penis gegeben, der allerdings beim geschwellten Gliede auch äußerlich stärker in Erscheinung tritt. Auch am hinteren Ende des Proctodaeums hören die drüsigen Warzen auf, und die Schleimhaut geht durch die Aftermündung hindurch allmählich in die äußere Haut des Körpers über. Der After ist ein ziemlich schmaler Schlitz, der in der Körperlängsrichtung liegt (vgl. Taf. XIV, Fig. 8). Um ihn herum läuft ein Ring radiärer Falten; dieser Bezirk ist nach außen von einer gut abgesetzten Ringfurche begrenzt. Jenseits dieser Furche beginnt die gewöhnliche, mit Federn besetzte Haut. Ein besonderer Kranz stärkerer Federn, die Afterflur, Pteryla ani, faßt das ganze Feld ein. Ein anderes Mal fand ich das Proctodaeum noch weiter eingestülpt, so daß nur noch die befiederte Haut außen am After zu sehen war; der auf Taf. XIV, Fig. 8 noch außen erkennbare unbefiederte Teil ragte hier als kurzes Rohr in das Proctodaeum hinein.

II. Das Begattungsorgan.

a) Sein Bau in erigiertem Zustande.

Nachdem ich die allgemeinen Lagebeziehungen der Kloakenorgane geschildert habe, kann ich mich jetzt der eingehenden Beschreibung des Begattungsorgans selbst zuwenden, welches als Differenzierung der ventralen Wand des Proctodaeums eng mit der Kloake verbunden erscheint. Dabei will ich von der Lage ausgehen, welche das Glied im Zustande seiner Funktion, also in Erektion, einnimmt. Es wird so am leichtesten sein, von den einzelnen Teilen des Begattungsgliedes ein zutreffendes Bild zu erhalten, denn alle Einrichtungen, die ein Organ besitzt, müssen in letzter Linie auf seinen Gebrauch zugeschnitten sein und werden deshalb auch am besten verstanden, wenn man das Organ in Funktion betrachtet. Sein Äußeres veranschaulicht die photographische Aufnahme eines Präparates, welches durch Injektion des ganzen Gliedes (vgl. p. 628) gewonnen wurde (Textfig. 1). Wir sehen den Penis als spiralig gewundenen Körper aus dem Proctodaeum herausragen, wobei er den After ganz erfüllt. Der Bürzel liegt gegenüber dem Begattungsorgan etwas weiter hinten

in der Längsrichtung des Körpers. Das Proctodaeum erscheint hier (vgl. den Ruhezustand, Taf. XIV, Fig. 8) weit nach außen umgestülpt, wobei die Falten, welche sonst in die Afteröffnung hineinlaufen, fast vollkommen verstreichen. Die Farbe des Penis ist graugelblich mit einem zarten Fleischton, besonders an den noch nicht verhornten Stellen. Das Glied wird nicht in gerader Richtung aus der Kloake herausgestreckt, sondern es biegt sofort, nachdem es das Proctodaeum verläßt, stark nach vorn um; dadurch wird offenbar die Einführung in die Kloake des Weibchens erleichtert. Genaueren Einblick in den Aufbau des Organs verschafft uns dann die weitere Präparation. Wird das Proctodaeum dorsal durch einen Längsschnitt eröffnet, so bietet sich das auf Taf. XIV, Fig. 5 dargestellte Bild. Wir sehen dort das Begattungsorgan an der ventralen Wand des Proctodaeums mit zwei prallen Schenkeln, die eine Furche zwischen sich einschließen, ansitzen und von dort in mehreren Windungen bis zur Spitze ansteigen (die Spitze ist auf dieser Abbildung weggeblieben). Von den prallen Ansatzwülsten, die sich von der ventralen Wand des Proctodaeums erheben, ist der linke stärker (*Wl*, Taf. XIV, Fig. 5), der rechte schwächer (*Wr*, Taf. XIV, Fig. 5); sie schließen zwischen sich eine tiefe Furche ein. Diese Furche vermittelt als Schlitz (*S*, Taf. XIV, Fig. 5) die Verbindung zwischen Urodaeum und Proctodaeum und setzt sich als Rinne auf der Außenseite des Begattungsorgans fort (*Sr*, Taf. XIV, Fig. 5). Die beiden Wülste treten bald frei aus der Wand des Proctodaeums heraus und vereinigen sich dabei an der dem Beschauer abgewandten Seite in einer Höhe, welche auf der sichtbaren Seite der Stelle *U* (Taf. XIV, Fig. 5) entspricht, zu einem einheitlichen Körper. Auf der gegenüberliegenden, sichtbaren Seite bleiben sie voneinander getrennt, da sich zwischen ihnen eine Furche, die Fortsetzung des eben erwähnten Schlitzes *S* erhält. Die Verlängerungen beider Wülste bilden nun zusammen mit der von ihnen eingeschlossenen Furche das eigentliche frei hervorragende Glied. Beide beginnen sich alsbald gemeinsam nach links zu drehen. Die Drehung zieht natürlich auch die Furche in ihren Bereich und wird dadurch für den Beschauer besonders eindrucksvoll. Für das Verständnis des durch die Windung zustandegekommenen Organs ist es wichtig, zu beachten, daß der linke Wulst von Anfang an bedeutend stärker als der rechte ist (vgl. *Wl* und *Wr*, Taf. XIV, Fig. 5). Er ist es, der zum größten Teil den Körper des Penis bildet und er soll deshalb in der folgenden Schilderung Hauptwulst ge-

nannt werden. Der rechte Wulst wird dagegen schnell recht schmal, bleibt aber stets, wie in der Anfangslage, der Begleiter der Furche (*Sr*, Taf. XIV, Fig. 5) zur rechten; ich will ihn im folgenden kurz als Rinnenwulst bezeichnen. Außer aus Taf. XIV, Fig. 1 und 5 und Textfig. 1 geht das Verhältnis der beiden Wülste noch besonders gut aus Textfig. 2 hervor. Die Drehung des Peniskörpers schreitet im weiteren Verlauf des Gliedes gleichmäßig weiter, so daß die Rinne bis zur Spitze des Penis eine Spirale von $3^3/_4$—$4^1/_2$ Windungen beschreibt. Die Oberfläche des Penis ist mit einer Schleimhaut bedeckt, welche in der Nähe der Basis des Organs noch ganz glatt ist. Dieser Zustand dauert solange an, bis der Penis eine halbe Windung gemacht hat. Von da ab beginnt die Haut des Gliedes mehr oder weniger stark zu verhornen, so daß die Oberfläche ein charakteristisches Relief erhält. Die Textfig. 2 läßt die feinen Grate, welche die verhornten Stellen auf der Penishaut bilden, schön erkennen. In der nächsten Umgebung der Rinne sind sie am höchsten, sie stehen dort nahezu senkrecht zur Rinne. Besonders stark ist die Verhornung auf dem Rinnenwulst, in regelmäßigen Abständen stehen die Hornleisten dort enger und höher als auf dem Hauptwulst. Die Oberfläche des Rinnenwulstes fühlt sich deswegen auch hart und rauh an. Die Verhornungen werden als Reizorgan bei der Begattung wirken; ähnliche Einrichtungen finden wir bei den Begattungsorganen der Saurier.

Betrachten wir nun die Furche zwischen den beiden Wülsten etwas genauer. Wir sehen, daß sie eine unmittelbare Fortsetzung des Schlitzes *S* (vgl. Taf. XIV, Fig. 5) ist; somit wird die Furche das Urodaeum mit der Oberfläche des Begattungsorgans in Verbindung setzen. Um ihre Bedeutung genau zu verstehen, müssen wir sie deshalb bis in das Urodaeum verfolgen. Das Urodaeum, das an und für sich nach den Seiten wenig ausgedehnt ist, erscheint während der Erektion seitlich stark zusammengedrückt; infolgedessen bildet sein ventraler Teil eine Rinne, auf der während der Ejakulation der Samen abfließen kann. Gerade dort, wo die Wände des Urodaeums ventral zur Bildung dieser Rinne zusammentreten, ist das Urodaeum auf Taf. XIV, Fig. 6 der Länge nach aufgeschnitten worden. Dabei sieht man zunächst, daß die Papillen der Vasa deferentia für ihren Zweck sehr günstig angeordnet sind. Sie stehen nämlich einmal dem Grunde der Abflußrinne des Samens sehr nahe und weisen zudem noch schräg nach unten und nach hinten, also gerade nach der Richtung hin, in

Textfig. 5.



Textfig. 6.



Textfig. 7.



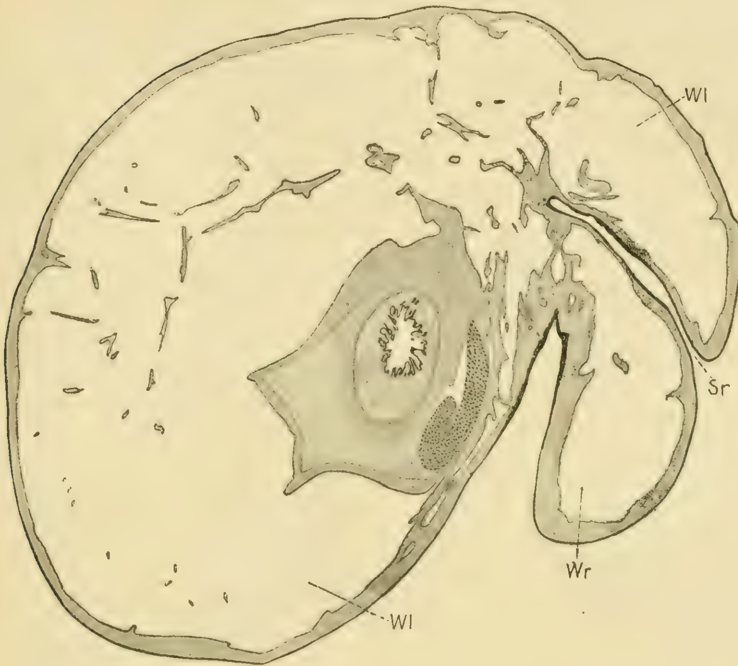
Textfig. 8.



Textfig. 9.



Textfig. 10.



Textfig. 11.



Textfig. 5—11. Querschnitte durch den Penis im erigierten Zustande. Vergr. 7,5:1. Die Regionen, aus denen die Schnitte genommen sind, sind auf Textfig. 2 eingetragen. *Sr* Samenrinne, *Wl* Hauptwulst, *Wr* Rinnenwulst; punktiert ist der elastische Körper, tiefschwarz ist das äußere Epithel und das der Drüse gezeichnet.

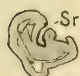
welcher der Samen abfließen muß, was bei der starken Verengung, welche das Urodaeum aufweist, wohl sehr glatt erfolgt. Die Samenfurche des Urodaeums geht nun zunächst in den Schlitz *S* über, dessen kraniales Ende auf Taf. XIV, Fig. 6, und dessen kaudales Ende auf Taf. XIV, Fig. 5 zu sehen ist, und setzt sich dann weiter unmittelbar in die Furche *Sr* (Taf. XIV, Fig. 5) auf dem Begattungsorgan fort. Diese Furche wird demnach den Samen aus dem Urodaeum auf dem Begattungsorgan bis zur Spitze desselben fortleiten und ihn seiner Bestimmung zuführen, sie ist also die Samenrinne des Penis. Die beiden Wülste des Penis (*Wl* und *Wr*, Taf. XIV, Fig. 5, vgl. auch Textfig. 2) schließen während der Erektion die Samenrinne gegen die Außenwelt vollkommen ab, so daß der Samen den Penis nur an dessen Spitze verlassen kann, somit ist aus der Samenrinne während der Begattung eine Samenröhre geworden. Dieser Zustand kommt noch einmal deutlich in den Querschnittbildern Textfig. 5—11 zum Ausdruck. Wenn hier die Wände der Rinne nicht ganz zur Röhre geschlossen erscheinen, so ist das nur auf die Veränderungen, welche das Präparat beim Konservieren usw. erfahren hat, zurückzuführen. An frischen Präparaten ließ sich stets ein vollkommener Verschluß der Rinnenränder nachweisen. Das Urodaeum steht danach während der Erektion nur durch die Mündung der Samenrinne am Ende des Penis mit der Außenwelt in Verbindung. Die Haut der Rinne ist dieselbe Schleimhaut, wie wir sie auch sonst auf der Oberfläche des Penis finden, nur beim Übergang der Samenrinne in die Samenfurche des Urodaeums beginnt sie sich in kleinen Zotten zu erheben, wie ich sie für das Urodaeum bereits auf p. 643 geschildert habe.

An der Spitze des Penis laufen die Hornfalten der Schleimhaut in eine trichterförmige Öffnung hinein (*M* in Taf. XIV, Fig. 1 und Textfig. 2), diese führt in einen derbwandigen Schlauch mit drüsiger Innenwand, welcher den Penis, ohne seinen Windungen zu folgen, geradlinig durchzieht (vgl. D_1 und D_2 Taf. XIV, Fig. 6). Gegen das Innere des Penis ist der Schlauch durch eine derbe, aus elastischen Fasern gewebte Wand abgegrenzt. Wird diese Wand aufgeschnitten (es ist die Wand von D_2 in Tafel XIV, Fig. 6), so öffnet man einen von lockerem Bindegewebe erfüllten Raum; in diesem liegt erst der eigentliche Drüsenschlauch (*Dr* Taf. XIV, Fig. 6), durch einzelne Faserzüge hin und wieder mit seiner elastischen Hülle verbunden (vgl. die Textfig. 5—11). Die Innenwand dieses Drüsenschlauches ist mit feinen Zotten

und Querbälkchen besetzt (das Innere von *Dr*, Taf. XIV, Fig. 6), welche das Drüsenepithel tragen. An der Basis des Gliedes ist der Drüsenschlauch auf einer knorpelharten Bindegewebsplatte links vom Urodaeum befestigt, sein Lumen endet dort blind (Taf. XIV, Fig. 6 D_1). Die Bedeutung der Drüse besteht wohl darin, daß sie Schleim liefert, der den Penis beim Herausrollen schlüpfrig macht (vgl. die Schilderung der Erektion p. 663 ff.); die enge Verbindung der Drüsenmündung mit der Samenrinne deutet ferner darauf hin, daß die Drüse außerdem ein Sekret liefert, das sich dem ejakulierten Samen beimischt.

Um einen genauen Einblick in den i n n e r e n A u f b a u des Gliedes zu gewinnen, denken wir uns die beiden Basalwülste, so

Textfig. 12.



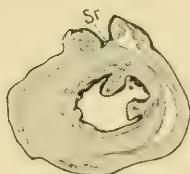
Textfig. 13.



Textfig. 14.



Textfig. 15.



Textfig. 16.



Textfig. 17.



Textfig. 18.

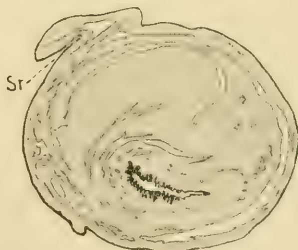


Fig. 12—18. Querschnitte durch einen schlaffen, aus der Kloake herausgezogenen Penis. Vergr. 7,5 : 1. Bezeichnungen wie in Textfig. 5—11.

wie sie uns Taf. XIV, Fig. 5 (*Wl* und *Wr*) zeigt, der Länge nach aufgeschnitten. Dabei werden wir ein Bild erhalten, wie es ungefähr Fig. 4 auf Taf. XIV zeigt. Wir sehen, daß das Innere des Organs, distal von der der Stelle *U* (Taf. XIV, Fig. 5) in Fig. 5 genau entsprechenden Stelle, eigentlich ein einziger Hohlraum ist, durchzogen von einem verhältnismäßig spärlichen Trabekelwerk, das sich bis zur Spitze des Gliedes in ungefähr gleicher Ausbildung vorfindet. Einen wie geringen Teil des Penisinnern die Trabekeln in Anspruch nehmen, zeigen be-

sonders gut die Querschnittbilder Textfig. 5—11. Im einzelnen gehen an der Basis des Gliedes die Trabekeln zum größten Teil von einer fibrösen Platte aus, welche ich schon als Ansatzstelle des drüsigen Blindschlauches erwähnte und welche einen Teil des später zu beschreibenden faserigen Körpers bildet (*fasr. K.* in Taf. XIV, Fig. 4 und 6), und laufen von dort, sich verästelnd, schräg distal durch das Innere des Gliedes nach dessen Wand hin. Der Drüsenschlauch erscheint im besonderen an seinem basalen Teil von einem dichten Flechtwerk stärkerer Trabekeln umsponnen (dieser Teil des Faserwerkes ist in Taf. XIV, Fig. 6, um die Wand des drüsigen Blindschlauches klar hervortreten zu lassen, auf der dem Beschauer zugewendeten Seite in der Gegend von D_1 abpräpariert worden; an den Seiten des Schlauches sind die derben Trabekeln aber auch hier deutlich zu sehen). Andere Trabekeln, welche ich von der Basis bis zur Spitze des Gliedes vorfinde, gehen von der fibrösen Wand des Blindschlauches in ihrer ganzen Länge selbst aus, und zwar meist gerade von der Seite des Schlauches, welche der Samenrinne zugewandt ist, und verlaufen von der Wand des Blindschlauches schräg distal in das Bindegewebe hinein, welches das Innere des Penis in der Gegend der Samenrinne auskleidet. Danach können wir uns das gesamte Innere des Begattungsorgans zwischen Wand und Drüsenschlauch gleichmäßig von einem spärlichen, feinen Trabekelwerk erfüllt denken, welches an der Basis des Gliedes am derbsten ist und weiter distalwärts nur in der Gegend zwischen Drüsenschlauch und Samenrinne dichter bleibt. Das geben auch deutlich die Querschnittsbilder Textfig. 5—11 wieder, wenn man sich außerdem an der Hand von Textfig. 2 klar macht, aus welchen Gegenden des Gliedes diese Querschnitte gewonnen sind.

Sehen wir uns jetzt den faserigen Körper (*fasr. K.* in Taf. XIV, Fig. 4) genauer an, von dem die meisten der beschriebenen Trabekeln entspringen. Seine Gestalt ist nicht ganz einfach darzustellen und zu beschreiben, am besten dürfte man sich an der Hand der Fig. 6 auf Taf. XIV ein zutreffendes Bild von ihm machen. Vergegenwärtigen wir uns noch einmal die Gestalt des Urodaeums als eines seitlich stark zusammengedrückten Raumes, dessen ventraler rinnenförmiger Teil sich unmittelbar in die Samenrinne auf der Oberfläche des Begattungsorgans fortsetzt. Dieser rinnenförmige Grund des Urodaeums und seine Seiten sind nun von einer derben bindegewebigen Hülle umgeben, welche an den Seiten des Urodaeums dorsalwärts als zarte Mem-

bran beginnt und ventral immer stärker wird. Das ist der Anfang des faserigen Körpers. Je weiter wir kaudal fortschreiten, desto stärker und härter wird der Körper, etwa von der Mitte des Urodaeums ab erreicht er Knorpelhärte. Über das Ende des Urodaeums hinaus setzt sich der faserige Körper noch ein kurzes Stück weit in den ventralen Teil des Penis fort (bis zu dieser Stelle ist in Taf. XIV, Fig. 6 der Schnitt durch den faserigen Körper gelegt worden) und erreicht dort seine stärkste Stelle. Aber schon dort zeigen sich Gewebslücken in seinem sonst gleichmäßig dichten Innern, und schließlich löst sich der Körper in ein grobmaschiges Faserwerk auf, das zwischen dem Trabekelwerk des Penis verschwindet. In dieser gleichen Gegend setzt sich nun weiter an den faserigen Körper ein eigentümliches Gebilde an, welches sich an die fibröse Außenwand des drüsigen Blindschlauches anschließt und in dieser Wandung eingelagert bis zur Spitze des Penis zieht; es ist zum größten Teil aus längsverlaufenden elastischen Fasern gewebt, ich will deshalb diese Bildung den „elastischen Körper“ nennen. Beim Präparieren läßt sich zwischen dem faserigen Körper, dem elastischen Körper und dem Trabekelwerk des Gliedes keine scharfe Grenze ziehen, wohl ist das aber bei der histologischen Untersuchung möglich. Wenn man nämlich die Elastikafärbung mit Kresofuchsin (vgl. p. 632) anwendet, so zeigt es sich, daß der faserige Körper gar keine elastischen Elemente aufweist, der elastische Körper dagegen, wie schon hervorgehoben, fast nur aus elastischen Fasern besteht und das Trabekelwerk des Penis solche Elemente in großer Anzahl enthält. An der Übergangsstelle zwischen faserigem und elastischem Körper beginnt plötzlich das elastische Faserwerk in seiner vollen Ausbildung. Es läßt sich also eine scharfe Grenze zwischen beiden Körpern ziehen, und meine Bezeichnungsweise erscheint durch diese Tatsache hinreichend gerechtfertigt.

Der faserige Körper besteht, soweit wir ihn bis jetzt betrachtet haben, aus zwei seitlich in der Wand des Urodaeums gelegenen Platten, welche ventral in Keilform zusammenstoßen. Dazu kommen nun noch zwei seitliche Flügel, von denen der linke stärker ausgebildet ist; ich habe ihn in Taf. XIV, Fig. 6 von vorn und in Taf. XIV, Fig. 4 von der Seite gesehen abgebildet. Diese Flügel sind gewölbt, mit der konvexen Seite nach hinten, auf dem stärkeren linken Flügel sitzt der Blindschlauch des Penis mit seinem geschlossenen Ende auf.

Diesen Seitenteilen des faserigen Körpers kommt nun eine ganz besondere Bedeutung zu, sie bilden nämlich die hintere Bedeckung von zwei symmetrisch zu beiden Seiten des Urodaeums gelegenen Räumen, von denen ich allein den linken auf Taf. XIV, Fig. 2, 3, 4, 6 gezeichnet habe, während der rechte auf Taf. XIV, Fig. 6 nur zum Teil angeschnitten erscheint, damit seine Lage zur Umgebung möglichst gut erhalten blieb. Diese beiden Räume spielen in dem Begattungsorgan, wie wir sehen werden, eine wichtige Rolle. Sie liegen als längliche Ellipsoide zwischen der Wand des Urodaeums und dem M. sphincter cloacalis. Der linke Raum ist etwas breiter und länger als der rechte und reicht deshalb auch ein wenig weiter nach vorn als der andere (vgl. Taf. XIV, Fig. 6 *Lymphb. r.*). Wenn man die basalen Wülste des Penis längs aufschneidet, so werden dabei in der Höhe von *U* (Taf. XIV, Fig. 5 und 6) die Seitenflügel des faserigen Körpers durchtrennt, zugleich damit aber die beiden von mir als Lymphbildungsräume bezeichneten Kammern angeschnitten. Sie ragen also zu einem beträchtlichen Teil, wie Taf. XIV, Fig. 4 klar zeigt, in den basalen Teil des Begattungsorgans hinein, erstrecken sich ferner kranial ein Stück weiter als die basalen Wülste des Penis selbst. Die Körper werden gegen ihre Umgebung im allgemeinen von einer zarten Membran begrenzt, welche an der Seite nach dem M. sphincter cloacalis kaum von dem Muskel zu trennen ist; nach dem distalen Teile des Begattungsorgans und nach dem Urodaeum zu wird die Membran allmählich von dem faserigen Körper ersetzt (*fasr. K.* in Taf. XIV, Fig. 2 und 6). Gegen das Begattungsorgan hin sind die Lymphbildungsräume durch eine enge, p. 658 näher beschriebene Öffnung geöffnet. Fig. 2 auf Taf. XIV zeigt den linken dieser beiden Räume nach Abtragung des M. sphincter cloacalis in gefülltem Zustande, wie wir ihn während der Erektion antreffen. Das vordere Drittel der beiden Hohlräume liegt, wie Fig. 6 auf Taf. XIV zeigt, nicht unmittelbar der Wand des Urodaeums an, sondern entfernt sich unter einem spitzen Winkel von ihr. In dem so entstandenen keilförmigen Zwischenraum treten der Harnleiter, der Samenleiter, sowie Gefäße und Nerven zur Kloake. Während sich nun Harn- und Samenleiter nach innen zu wenden und die Wand des Urodaeums durchbohren, tritt die A. pudenda interna auf jeder Seite an den entsprechenden Hohlraum heran und geht durch seine Wand an der nach dem Urodaeum zu liegenden Seite im vorderen Ende hindurch

(vgl. Taf. XIV, Fig. 6), zugleich tritt die V. cutanea pubica aus. Wenn man nun einen der Lymphbildungsräume der Länge nach aufschneidet, sieht man in seinem Innern an der nach der Kloake hin gewandten Seite einen braunroten Körper an der Wand sich hinziehen, der etwa den dritten Teil des Innenraumes einnimmt. Dieser Körper besteht zum größten Teil aus einem feinen Arteriengeflecht, welches die A. pudenda interna nach ihrem Eintritt in den Hohlraum jeder Seite bildet (*gef. K.*, Taf. XIV, Fig. 6, vgl. außerdem Fig. 3 und 4). Die Verzweigung der A. pudenda interna geschieht nach ihrem Eintritt in diesen braunroten Körper so, daß sie, die selbst durch den Körper an der nach dem Urodaeum zu gelegenen Seite der Länge nach verläuft, mehrere starke Queräste in ihn entsendet, welche sich in ihm dann stark verzweigen und in ihren feinen Ästchen von parenchymatösem Bindegewebe und Muskelfasern eingehüllt sind. Seiner geschilderten Zusammensetzung wegen bezeichne ich den braunroten Körper als „gefäßreichen Körper“. Von ihm gehen feine Trabekeln ab, welche, wie die des übrigen Begattungsorgans, seidig glänzen und radiär zu den Wänden des Hohlraumes um den gefäßreichen Körper herum ausstrahlen, zum Teil begleitet von feinsten arteriellen Gefäßen. Stärker wird die Trabekelbidung nach dem hinteren fibrösen Abschluß des Hohlraumes zu. Die arteriellen Ästchen des gefäßreichen Körpers gehen über Kapillaren unmittelbar in Venen über, welche stellenweise unbedeutend erweitert sind.

Nach der Bildung des gefäßreichen Körpers nimmt die A. pudenda interna an Umfang beträchtlich ab, verläßt auf jeder Seite den Lymphbildungsraum, welcher den gefäßreichen Körper umgibt, und tritt durch die schon erwähnte enge Öffnung am hinteren Ende, die zugleich auch zum Durchtritt der V. cutanea pubica dient, in die Trabekelräume des distalen Peniskörpers ein (vgl. Taf. XIV, Fig. 4). Dabei zieht die stärkere A. pudenda interna sinistra in dem Hauptwulst in der Nähe der Rinne bis zur Spitze des Gliedes, begleitet von der V. cutanea pubica sinistra, dem stärksten Gefäß des Gliedes. An der Basis des Blindschlauches tritt von beiden Gefäßen ein Zweig in die fibröse Scheide des Schlauches ein und bildet rings um den Drüsenschlauch in seiner ganzen Länge ein reiches Gefäßgeflecht. Kleinere Zweige der genannten Gefäße durchziehen, den Trabekeln folgend, das Innere des Penis, einzelne Ästchen treten auch in die Haut ein, besonders am Grunde des Organs. Ganz ähnlich verzweigt sich die A. pudenda

interna dextra, begleitet von der entsprechenden Vene, nur sind beide Gefäße im Verhältnis zu denen der linken Seite viel schwächer ausgebildet. Der Übergang der Arterien in die Venen erfolgt durch einfache Kapillaren, die Venen zeigen keine lakunären Erweiterungen, wie sie in den Begattungsorganen der Säuger anzutreffen sind. Damit ist schon ausgesprochen, daß das Blut an der Erektion des Anatidenpenis unmittelbar keinen Anteil haben kann. Man vergleiche nur die Querschnitte des schlaffen Penis (Textfig. 12—18) mit den entsprechenden Querschnitten durch das geschwellte Glied (Textfig. 5—11) und beachte die verhältnismäßig spärliche Gefäßverteilung in den großen Schwellräumen, wie sie in den zuletzt genannten Abbildungen angedeutet ist.

Die Erektion geht hier eben auf eine ganz andere Weise vor sich, und zwar sind es die Vorgänge in den beiden Hohlräumen zu den Seiten des Urodaeums, welche von ausschlaggebender Bedeutung für das Zustandekommen der Schwellung des Gliedes sind. Während der Erektion zeigen sich nämlich die Hohlräume beider Seiten mit Lymphe prall gefüllt (in diesem Zustand ist der linke Hohlraum auf Taf. XIV, Fig. 2, *Lymphb. r.* dargestellt). Diese Lymphe wird, wie schon ältere Beobachtungen von Eckhard (Lit. 7, p. 120) wahrscheinlich gemacht und neuere von R. Müller (Lit. 28, p. 432) bestätigt haben, von dem arteriellen Gefäßknäuel des gefäßreichen Körpers abgeschieden und fließt durch die hinteren Öffnungen der sie umgebenden Hohlräume, die daher mit Recht den Namen „Lymphbildungsräume“ führen, in das Innere des Gliedes (durch dieselben Öffnungen sahen wir auch Gefäße in das Innere des Penis eindringen, vgl. Taf. XIV, Fig. 4). Der distale Teil des Gliedes wird so durch den Druck der stetig sich vermehrenden Lymphflüssigkeit zur prallen Schwellung gebracht. Demnach stellt das Innere des Gliedes zwischen der Wand des Drüsenschlauches und der äußeren Wand während der Erektion nichts weiter dar als einen mächtigen, von geringem Trabekelwerk durchzogenen Hohlraum, der ebenso prall von Lymphe erfüllt ist wie der paarige Lymphbildungsraum. Jetzt wird auch die eigentümliche Anordnung des Trabekelwerkes in den Lymphräumen klar: die Trabekeln stellen das innere Gerüst der Schwellräume dar, welches den Zweck hat, den Lymphdruck nach allen Seiten hin so zu regeln, daß eine zweckentsprechende Form des geschwellten Gliedes zustande kommt. Eckhard war der erste, dem es gelang, durch künstliche Reizung und zwar mit dem elektrischen Induktionsstrom, eine Erektion bei der Ente

hervorzubringen. Er stellte die Flüssigkeit, welche die weiten Hohlräume des Penis zur Schwellung brachte, als Lymphe fest. Seine Beobachtungen habe ich in einem Punkte, der mir nicht ganz unwichtig zu sein scheint, richtig zu stellen. ECKHARD hat Proben von der Schwellflüssigkeit durch Einstich in die Hohlräume des Penis während der Erektion gewonnen. Bei der mikroskopischen Untersuchung dieser Proben fand er stets rote Blutkörperchen in dem Lymphgerinnsel eingelagert. Da nach seiner Meinung beim Einstich Gefäßverletzungen kaum vorgekommen sein dürften, glaubt er annehmen zu müssen, daß regelmäßig Erythrocyten in der Flüssigkeit, welche den Penis zum Schwellen bringt, wenn auch nur in geringer Anzahl, vorhanden sind. Immerhin hält ECKHARD es nicht für ausgeschlossen, daß er beim Entnehmen der Stichproben doch Gefäße (die in der Wand des Penis keineswegs so selten sind, wie ECKHARD es annimmt) verletzt hat und daß die Blutkörperchen aus diesen stammen. Und das kann nach meinen Beobachtungen nur der Fall sein. Meine Methode gestattete mir, mit größerer Sicherheit die Frage nach dem Vorkommen von roten Blutkörperchen in den Schwellräumen des Penis zu entscheiden. Ich habe die Wand des erigierten Gliedes an keiner Stelle verletzt; von einem solchen Objekte habe ich Serien von Querschnitten aus allen Regimen des Gliedes hergestellt. Dabei habe ich aber nirgends Erythrocyten in den Schwellräumen angetroffen, sondern nur dasselbe Gerinnsel von Lymphe wie in den Lymphbildungsräumen, darin hin und wieder einen Lymphocyten. Damit halte ich den Beweis für erbracht, daß die Schwellung des Anatidenpenis lediglich durch Lymphe zustande kommt.

Über die Beziehungen zwischen Blutgefäßen und Lymphbahnen sowie über die bei der Abscheidung der Lymphe sich abspielenden physiologischen Vorgänge habe ich eigene Untersuchungen nicht angestellt, da meine Hauptaufgabe die Klarstellung der Morphologie des Begattungsgliedes war. Immerhin sei aus der Literatur hier das Wesentlichste angeführt. Die abführenden Gefäße, welche die Lymphe aus den Schwellräumen des Begattungsgliedes in das Venensystem zurückbringen, hat R. MÜLLER (Lit. 28) eingehender berücksichtigt, wobei aber zu bemerken ist, daß seine Angaben im wesentlichen aus den Werken älterer Forscher zusammengestellt sind, welche von der Bedeutung der Lymphe für die Physiologie des Begattungsorgans noch nichts wußten. So vermisse ich bei R. MÜLLER die klare Angabe, auf welchem

Wege die Lymphe das Begattungsorgan verläßt. Ich selbst habe gefunden, daß bei einer Injektion der Schwellräume des Penis sich einige stärkere Lymphgefäße, welche den Ureter begleiten, mit der Injektionsmasse füllten; eine ähnliche Angabe macht Eckhard (Lit. 7 p. 124). In der Beschreibung von R. Müller kann ich diese Gefäße nicht wieder finden. Nach ihm gibt es zwei Abflußwege für die Lymphe aus dem Becken, einen längeren mit feineren Gefäßen und einen kürzeren. Auf dem ersten Wege sammeln sich feine Gefäße an der Wurzel des Mesorektums in dem starken Plexus cruciatus (der Name stammt von Panizza, Lit. 31, vgl. dazu das Bild, welches dieser Forscher von den Lymphgefäßen im Becken der Ente gibt). Aus diesem Plexus laufen zwei Stämme neben der A. sacralis media in die Höhe, welche nach einem längeren Wege schließlich in den Ductus thoracicus dexter gelangen.

Daneben findet sich noch eine andere Lymphbahn weiter dorsal und lateral im Becken, welche dieses nach kurzem Verlaufe durch zwei Foramina sacralia posteriora verläßt und auf der Rückenseite des Kreuzbeins ein paariges Lymphherz von Bohnengröße mit Klappen an den Mündungen bildet. Von diesen Lymphherzen gehen zwei Venenäste aus, von denen der eine durch das Foramen sacrale in den Venenbogen eintritt, dicht bei der Abgangsstelle der V. coccygeo-mesenterica, während der hintere Ast in eine der Vv. coccygeae superiores einmündet. Hier ist also der Weg, den die Lymphe zu machen hat, bis sie wieder in das Blutgefäßsystem zurückgelangt, ein verhältnismäßig kurzer.

b) Die Vorgänge bei der Ein- und Ausstülpung des Gliedes.

Die Rückkehr aus dem Erektionszustande in die Ruhelage des Gliedes erfolgt in erster Linie durch die Tätigkeit des elastischen Körpers und der Kloakenmuskulatur. Sobald die gefäßreichen Körper aufhören, Lymphe zur Schwellung des Begattungsorgans abzuscheiden, fließt die zur Erektion verwandte Lymphe schnell aus den Lymphräumen des Gliedes ab und deren Wände fallen zusammen. Dieses Zusammenfallen bewirkt unter gleichzeitigem Schwinden des inneren Druckes in dem distalen, von dem drüsigen Blindschlauch durchzogenen Teil des Penis einmal die Elastizität der äußeren Haut des Gliedes, welche zahlreiche elastische Fasern enthält, und dann vor allem das mit elastischen Fasern ebenso stark ausgestattete Trabekelwerk zwischen der Wand des Drüsenschlauches und der Haut des Penis. Die

Lymphbildungsräume kollabieren vor allem unter dem starken Druck des M. sphincter cloacalis, der sie ja in ihrer ganzen Ausdehnung umfaßt (*M. sph. cl.*, Taf. XIV, Fig. 6). Gleichzeitig beginnt der elastische Körper zu wirken, er zieht sich rasch, wie ein gespanntes Gummiband, zusammen. Diesem Zug folgend, stülpt sich der Penis von außen nach innen in die trichterförmige Mündung des Drüsenschlauches am Ende des Gliedes ein, wie wenn man einen Handschuhfinger von der Spitze aus in sich selbst einstülpt. Im Erektionszustand reichte der drüsige Blindschlauch bis zur Spitze des Gliedes und ging hier kontinuierlich in die äußere Haut des Gliedes über; nun wird er durch das elastische Band in die Tiefe gezogen, die äußere Haut des Penis stülpt sich, dem Zuge folgend, von außen nach innen ein und bildet so im Innern des Penis eine Fortsetzung des Drüsenblindschlauches mit eingestülpter Wand, welche der äußeren Haut des Gliedes entspricht. Durch den Zug des elastischen Körpers wird also der Drüsenschlauch in proximaler Richtung eingezogen. Dabei werden auch die Trabekeln, welche von der Wand des Drüsenschlauches aus schräg das Innere des Gliedes nach dessen peripherer Wand hin durchlaufen, mitgezogen, und diese üben ihrerseits auf die Wand des Penis einen weiteren Zug in der Zugrichtung des elastischen Körpers aus. So kommt es, daß das Glied nicht allein von der Spitze aus eingestülpt wird, sondern, daß der Zug des elastischen Körpers gleichzeitig auch noch, wie angegeben, auf die Wand des Gliedes in ihrer ganzen Ausdehnung wirkt. Wenn wir bei dem Bild des Handschuhfingers bleiben wollen, so können wir an ihm den Vorgang derartig versinnbildlichen, daß wir ein stärkeres Gummiband in seinem Innern auf die Spitze und seitlich von diesem Band in seiner ganzen Länge ausgehend schwächere Bänder auf die Seitenwände des Fingers einen Zug ausüben lassen. Durch einen solchen Zug kann das Glied soweit nach innen eingerollt werden, als der elastische Körper in seinem Innern in proximaler Richtung sich erstreckt. Dort, wo der elastische Körper an den faserigen Körper ansetzt, widersteht dieser als eine starre, knorpelharte Masse der weiteren Einstülpung. Der dann noch übrigbleibende nichteinstülpbare Teil des Penis ist auf Taf. XIV, Fig. 7 dargestellt worden. Dieser Teil zeigt nichts mehr von der dem erigierten Gliede eigentümlichen Drehung.

Ehe wir untersuchen, wie der eingestülpte Teil des Gliedes endgültig verlagert wird, wollen wir die Veränderungen betrachten, welche der proximal von der Ansatzstelle des elastischen Körpers

auf dem faserigen Körper gelegene Teil des Penis erfährt. Hier finden wir zur selben Zeit, wo sich die oben geschilderten Vorgänge abspielen, die beiden Rückziehermuskelpaare des Begattungsorgans am Werk. Der M. retractor penis posterior (vgl. besonders *M.r.p.p.*, Taf. XIV, Fig. 2) übt auf den faserigen Körper in der Gegend, wo die basalen Wülste des Penis sich zu einem einheitlichen Körper vereinigen, einen proximal gerichteten Zug aus. Damit wirkt der Muskel auch auf den ventralen Teil des Proctodaeums an der Stelle, wo sich das Begattungsorgan frei aus der Kloakenwand erhebt, einstülpend ein (es ist Taf. XIV, Fig. 5 die der Stelle *U* entsprechende Gegend auf der dem Beschauer abgewandten Seite). Im selben Sinne, nur schwächer, wirkt der zarte M. retractor penis anterior auf die Haut in der Furche ein, welche das Proktodaeum und das aus ihm in die Höhe steigende Begattungsorgan zwischen sich bilden (*M.r.p.a.*, Taf. XIV, Fig. 3 und 6). Beide Muskeln werden in ihrem Bestreben, den basalen Teil des Gliedes zurückzuziehen und das Proctodaeum einzustülpen, durch Kontraktionen des M. sphincter cloacalis unterstützt. Den Erfolg kann man am besten beurteilen, wenn man die Lage der morphologisch wichtigen Vereinigungsstelle der beiderseitigen Basalwülste des Penis während und nach der Erektion vergleicht (*U* Taf. XIV, Fig. 5 und 7, gibt die Höhe dieser Stelle an). Der faserige Körper hat unter der Wirkung der Retraktoren eine etwas andere Lage eingenommen, abgesehen davon, daß er in proximaler Richtung verschoben erscheint; er hat sich nämlich etwas ventral geneigt. Damit ist dem Blindschlauch beim Rückkehren in die Ruhelage der Weg gewiesen, er bewegt sich über den linken Lymphbildungsraum hinweg, der ja jetzt zusammengefallen ist und ihm kein Hindernis bietet, in einer auf Taf. XIV, Fig. 5 mit einem Pfeil bezeichneten Richtung, stülpt das Peritoneum vor sich her ein und liegt schließlich zusammengeknäuelt in einem vom Peritoneum gebildeten Sacke außerhalb der Kloake zur linken Seite des Coprodaeums, welches dadurch asymmetrisch nach rechts verschoben wird (*penis*, Taf. XIV, Fig. 8). Wenn wir diesen Sack aufschneiden, dann werden wir einen von Trabekeln umhüllten Blindschlauch in ihm antreffen, der von seinem blinden Ende bis etwa zu seiner Mitte im Innern eine drüsige Wand hat, dann aber bis zu seinem Ende die bei Erektion äußere Haut des eingestülpten Penisteils dem Lumen zugewandt zeigt. Die Trabekeln, welche den Schlauch in der Ruhelage umhüllen, entsprechen den

Trabekeln, welche wir im Innern des Begattungsorgans während der Schwellung gefunden haben.

Wir kennen jetzt die Verhältnisse, welche der Penis im Zustande der Schwellung und in der Ruhelage zeigt. Auf dieser Grundlage werden sich die Vorgänge, die sich bei der Erektion abspielen, klar darstellen lassen. Zunächst will ich die äußeren Vorgänge während der Schwellung des Penis schildern, wie ich sie gut an den beiden Tieren beobachten konnte, welche zu dem auf p. 628 beschriebenen Reizversuch gebraucht wurden. Sofort nachdem die Nn. erigentes mit dem Induktionsstrom in Berührung gekommen waren, begann die Erektion. Das Proctodaeum stülpte sich nach außen um, so daß die Falten um seine Mündung (vgl. Taf. XIV, Fig. 8) nahezu verstrichen (Taf. XIV, Fig. 1). Alsbald wurde der gesamte After von zwei nebeneinander liegenden ovalen Blasen, einer größeren und einer kleineren, erfüllt, welche stetig an Ausdehnung zunahmen und dabei den After ausdehnten. Diese beiden, als Blasen erscheinenden Gebilde sind nichts anderes als die basalen Wülste des Begattungsgliedes (*Wl* und *Wr*, Taf. XIV, Fig. 7). An der Stelle, wo der Penis sich frei von der Kloakenwand erhebt, habe ich ihn am stärksten gefunden (vgl. den Querschnitt durch diese Stelle, Textfig. 10, mit den übrigen Querschnitten durch den geschwellten Penis, Textfig. 5—9, 11); demgemäß wird es verhältnismäßig lange dauern, bis dieser Teil des Penis, der unmittelbar auf die Vereinigungsstelle der basalen Wülste des Gliedes folgt, von der Schwellflüssigkeit genügend gefüllt ist. Sobald das aber geschehen war, rollte mit einem Ruck das ganze Glied bis in die Lage heraus, welche die Photographie auf Textfig. 2 zeigt.

Verfolgen wir nun die Vorgänge während der Erektion im einzelnen. Beim Beginn der Schwellung wird das Proctodaeum möglichst weit nach außen umgestülpt. Das ist möglich, bis die Stelle, wo das Begattungsglied völlig frei von der Kloakenwand wird, den After erreicht (Taf. XIV, Fig. 6). Damit ist die Vereinigungsstelle der Basalwülste des Penis bis an die Aftermündung gerückt. Gleichzeitig wird das Proctodaeum durch Kontraktion des M. transversus cloacalis (Taf. XIV, Fig. 1 *M. tr. cl.*) so verlagert, daß seine Mündung, die in der Ruhelage schräg nach hinten unten gerichtet war, nunmehr annähernd um einen rechten Winkel gedreht, schräg nach vorn unten weist. Dadurch kommt der Penis, wenn er sich aus dem Proctodaeum heraus entwickelt, in die für die Begattung geeignete Lage (vgl. Textfig. 1). Die

Schwellung beginnt mit einer reichlichen Abscheidung von Lymphe durch die Arterien des gefäßreichen Körpers. R. Müller macht über die Menge der abgeschiedenen Lymphe einige Angaben (Lit. 28 p. 482), aus denen ich die folgenden herausgreife: Bei einem großen mehrjährigen Enterich wurde die Erektion auf dieselbe Weise hervorgerufen, wie ich es p. 628 beschrieben habe. Die vollständige Erektion erfolgte nach 20 Sekunden Reizung, durch wiederholte Reizung wurde wiederholte Erektion erzielt. Dabei wurden durch einen Schnitt in den basalen Teil des Penis 14 ccm Lymphe in einer Minute aufgefangen. Die Flüssigkeit sickerte aus dem gefäßreichen Körper heraus, der etwas röter als im Ruhezustand aussah.

Die von den gefäßreichen Körpern abgeschiedene Lymphe erfüllt nun zunächst einmal prall die Lymphbildungsräume und verengert auf diese Weise das Urodaeum, zu dessen Seiten ja die Lymphbildungsräume liegen (vgl. Taf. XIV, Fig. 6, *urod.* und *Lymphb. r.*). Notwendigerweise werden sich nämlich die Lymphbildungsräume in der Richtung auf das Urodaeum ausdehnen müssen, weil einem Ausdehnen in der entgegengesetzten Richtung der kräftige M. sphincter cloacalis bald ein Ziel setzen würde, denn beide Lymphbildungsräume werden ja von ihm völlig umschlossen (*M. sph. cl.*, Taf. XIV, Fig. 6). Nun fließt die von den gefäßreichen Körpern fortwährend reichlich abgeschiedene Lymphe, die in den Lymphbildungsräumen bald keinen Platz mehr findet, durch deren hintere Öffnungen in den weiter distal gelegenen Teil des Begattungsorgans ab; Kontraktionen des M. sphincter cloacalis werden den Druck der abfließenden Lymphe noch steigern. Dadurch werden die Basalwülste des Penis bis zu ihrer Vereinigungsstelle prall mit Lymphe gefüllt und nehmen daher den ganzen After ein, so daß wir von außen das beschriebene Bild sehen, welches den Beginn der Erektion äußerlich kennzeichnet. Der Lymphdruck strebt den Raum, in den die Lymphe einfließt zu vergrößern; das geschieht nun auch, denn unter dem Druck wird die in sich selbst eingestülpte Wand des distalen Penisteils jetzt herausgerollt in dem Maße, wie die zufließende Lymphe ausreicht, den durch das Herausrollen vergrößerten Penis zu schwellen. Dabei hat der Lymphdruck noch den ständig in der entgegengesetzten Richtung wirkenden Zug des elastischen Körpers zu überwinden, welcher bestrebt ist, den Penis in seine Ruhelage zurückzuführen. Einen Begriff davon, welche Lymphmengen nötig sind, um das Glied zur Schwellung zu bringen, und welcher Ausdehnung dabei das Glied fähig ist, geben die

Textfig. 2 und 3, welche beide den aus der Kloake hervorgerollten Teil des Penis zeigen, einmal geschwellt und einmal schlaff, ferner die Querschnitte durch die beiden Penis, welche zu diesen Abbildungen verwandt worden sind (Textfig. 5—11 und 12—18).

Lediglich von der Menge der in den Lymphbildungsräumen abgeschiedenen Lymphe hängt es ab, bis zu welchem Grade der in der Ruhe eingestülpte Teil des Gliedes herausgerollt wird. Es besteht die Möglichkeit, daß der einstülpbare Teil des Gliedes so weit herausgebracht wird, bis der drüsige Teil des Blindschlauches im Innern des Organs gerade bis zur Spitze des Penis reicht. Das habe ich künstlich erreicht durch Injektion der Schwellräume des Begattungsorgans (vgl. p. 628). Ob aber während der natürlichen Erektion das Glied stets so weit herausgestülpt wird, entzieht sich ganz meiner Kenntnis, da ja die Ausrollung des Gliedes während der Begattung erst in der weiblichen Kloake erfolgt und nach dem Akt schnell rückgängig gemacht wird. Bei der künstlich durch die Wirkung des Induktionsstromes hervorgerufenen Erektion wurden bei den einzelnen Reizungen bedeutende Unterschiede in der Länge des ausgestülpten Gliedes bei demselben Tier festgestellt. Der stärkste Lymphdruck, welcher ein Maximum in der Länge des erigierten Gliedes hervorbrachte, trat dabei nur für Augenblicke ein. Da die Begattung der Enten sehr rasch verläuft, ist es schon deshalb zweifelhaft, ob der Penis jedesmal dabei bis zu seiner größten Länge ausgestülpt wird. Nun sagt eine einfache Überlegung, daß das Organ zu seiner Funktion gar nicht bis zur größtmöglichen Länge ausgestülpt zu werden braucht. Wie wenig weit das Glied auch ausgerollt sein mag, stets mündet an seiner Spitze die Samenrinne aus; aber auch die Drüse führt an der gleichen Stelle aus, freilich erhält sie, wenn das Glied nicht völlig ausgestülpt ist, einen Ausführgang in dem schlauchartig eingestülpten Teil des nicht ganz umgewendeten Penis, der sich unmittelbar an die Drüse anschließt. Dadurch, daß dieser Drüsenausführgang schleimiges Sekret der Drüse aufnimmt, wird die äußere Haut des Penis, zu der er nach dem Umstülpen des Gliedes wird, schlüpfrig und zum Eindringen in die weibliche Kloake geeignet. Der Penis, welcher auf Textfig. 2 wiedergegeben ist, war nicht ganz ausgestülpt, daher ist auf den durch ihn geführten Querschnitten im Innern nicht immer die Drüse getroffen, sondern in seinem distalen Abschnitt dafür der als ausführender Gang funktionierende Teil des noch eingestülpten Penisabschnittes (vgl. Textfig. 5—8). Man sieht, daß dieser Drüsen-

ausführgang keine Bildung von selbständigem morphologischem Wert ist, ich habe ihn deshalb bei der Beschreibung des Organs gar nicht erwähnt.

c) Histologie des Begattungsorgans.

Das Begattungsorgan ist mit einer Schleimhaut bekleidet, welche mehr oder weniger stark verhornt ist. An der Basis des Gliedes ist die Haut am stärksten gespannt und daher stellenweise durchscheinend dünn. Wir wählen eine Stelle mittlerer Dicke der Haut aus, um an ihr den feineren Aufbau der Haut kennen zu lernen (vgl. Taf. XV, Fig. 1 und 2). An der Epidermis unterscheiden wir zwei Schichten, in der Tiefe das Stratum germinativum und darüber das Stratum corneum. Die untersten Zellen des Stratum germinativum (*g* Taf. XV, Fig. 1 und 2) sind zylindrisch mit länglichem Kern. Sie stehen dicht und sind mit der Längsachse senkrecht zur Oberfläche der Haut angeordnet. Darüber folgen größere Zellen mit deutlich sichtbaren Zellgrenzen, parallel zur Oberfläche der Haut gelagert. Je weiter wir nach oben fortschreiten, desto mehr schrumpfen die Kerne unter Degenerationserscheinungen des Chromatins zusammen. In dem deutlich abgesetzten Sratum corneum finden wir nur noch dichte Schichten vertrockneter Kerne (*c* Taf. XV, Fig. 1 und 2), die Zellgrenzen sind verloren gegangen. Bemerkenswert ist an den Stellen der Haut, welche wir an der Penisbasis finden, der scharfe Unterschied zwischen den locker gelagerten Zellen im Stratum germinativum, die hier meist parallel der Hautoberfläche streichen, und dem straffen Verband der Zellen im Stratum corneum. Das Epithel der Samenrinne ist weniger stark verhornt als das der übrigen Oberfläche des Penis. An der Wurzel des Begattungsgliedes steigt das Epithel der Samenrinne stellenweise zu kleinen drüsigen Erhebungen mit mäßig hohen Zylinderzellen an (vgl. Textfig. 9—11), wie wir es sonst für die Haut des Urodaeums eigentümlich finden. Dieser Befund bestätigt uns, was wir schon bei der groben Zergliederung des Begattungsgliedes fanden, daß nämlich die Samenrinne unmerklich in das Urodaeum übergeht. Abgesehen von diesen kleinen Anhäufungen von Drüsenzellen, die wir eigentlich noch zum Urodaeum rechnen können, ist die Haut des Penis gänzlich frei von Drüsenzellen. Das Epithel der Samenrinne hat besonders an der Basis des Penis die Neigung, zwiebelförmige Verdickungen des Str. germinativum zu bilden, welche gegen das Corium vorspringen. Das Str. corneum bleibt an solchen Stellen ungeändert.

Außerdem kommt es, aber seltener, vor, daß das Str. germinativum bauchig gegen das Corium vorgewölbt ist; zwischen dieser und der ersten Form, die weitaus am häufigsten anzutreffen ist, kommen alle Übergänge vor. Hin und wieder treffe ich solche Epithelverstärkungen auch außerhalb der Samenrinne im übrigen Epithel des Gliedes an. Die Zellen in diesen Gebilden weichen im Bau von den übrigen Epithelzellen nicht ab.

Sehr verschieden von diesem Aussehen des Epithels ist das Bild, das uns das Epithel des schlaffen Penis bietet. Die Haut muß sich hier stark zusammengezogen haben, das lehrt schon ein Vergleich der Textfig. 5—11 (vom erigierten Glied) mit den Textfig. 12—18 (vom schlaffen Penis). Dabei verhalten sich die beiden Schichten der Epidermis verschieden. Das bei der Schwellung offenbar stark gedehnte Str. corneum, dessen Zellen in diesem Zustande gegenüber denen des Str. germinativum ziemlich weit auseinander liegen, bietet in der Ruhelage ein ähnliches Bild wie während der Schwellung, nur sind die Zellen ohne wesentliche Richtungsänderung näher aneinander gerückt. Im Str. germinativum aber liegen die Zellen während des Schwellungszustandes des Gliedes schon so dicht, daß sie, wenn der Penis in die Ruhelage zurückkehrt, nicht noch enger zusammenrücken können. Das Str. germinativum muß sich deshalb falten, wir sehen es dabei große Zapfen von eigentümlicher Gestalt bilden, welche weit in das Corium hineinragen. Da der erigierte Penis, von dem die histologischen Abbildungen auf Taf. XV stammen, nicht ganz ausgestülpt war (vgl. p. 665), so mußte der noch eingestülpte Teil des Gliedes die angedeuteten Verhältnisse erkennen lassen. Auf einem durch diesen Teil des Gliedes gelegten Schnitt (vgl. Taf. XV, Fig. 4) sind denn auch die Falten des Str. germinativum, welche zu den erwähnten Zapfenbildungen führen, gut zu sehen.

Unter der Epidermis folgt ein zarter Filz feiner Bindegewebsfasern, der weiter unten in ein weitmaschiges Netzwerk übergeht (Taf. XV, Fig. 1). Je mehr wir uns nach innen den Lymphräumen des Gliedes nähern, desto dichter wird dieses Netzwerk, indem zahlreiche glatte Muskelfasern dazutreten (*m*, Taf. XV, Fig. 1). Das ganze Unterhautbindegewebe ist reich an elastischen Fasern; wir können eine feine Lage zarter elastischer Fasern unmittelbar unter der Epidermis von stärkeren Fasern unterscheiden, welche das übrige retikuläre Gewebe nach allen Richtungen hin durchkreuzen (Taf. XV, Fig. 3, *elast. F.*). Das ist das typische Bild; manchmal findet sich aber auch von der Epidermis bis zum Innern

des Penis nur straffes, mit glatten Muskelfasern innig durchmischtes Bindegewebe vor. An den Stellen, wo sich die Samenrinne während der Erektion zu einer Samenröhre schließt, sind die elastischen Fasern am stärksten vertreten; das gestattet den Schluß, daß sie für den Mechanismus des eben erwähnten Vorganges von ausschlaggebender Bedeutung sind.

Sinnesorgane in Gestalt von Tastkörperchen, wie wir sie in der Haut der Begattungsorgane von Säugetieren häufig finden, fehlen dem Penis der Ente durchaus. Ich habe aber Nervenendigungen in enger Verbindung mit den Hornleisten der Epidermis gefunden, auf die ich nun näher eingehen will. Ein Querschnitt durch eine Hornleiste (Taf. XV, Fig. 2) deckt die merkwürdige Tatsache auf, daß an dem Entstehen einer solchen Hauterhebung die Epidermis nicht allein beteiligt ist. Vielmehr wölbt eine aus straffem Bindegewebe gebildete Coriumpapille die Epidermis vor sich her; die Oberhaut ist an solchen Stellen dicker als sonst, wobei aber die geringste Dickenzunahme auf das Str. corneum kommt. Nur auf der höchsten Stelle, dort, wo sich das Epithel hornig anfühlt, ist das Str. corneum etwa um drei Lagen gegenüber seiner Umgebung verstärkt. Unmittelbar darunter schiebt sich das Corium als Keil gegen die Oberhaut vor, und gerade dort dringt eine Nervenfaser (*nerv* Taf. XV, Fig 2) bis an die untere Grenze der Epidermis im Corium vor. Sollten wir hier einen Ersatz für die vergeblich gesuchten Tastkörperchen vor uns haben, ein Organ, welches die Empfindung von Reizen vermittelt? Ich bemerke, daß ich solche Apparate im ganzen Penis bis zur Spitze, aber nicht in allen Hornleisten, nachweisen konnte.

Das Epithel neigt besonders an den stärker verhornten Stellen stark zur Abschilferung der obersten Hornschichten.

Nach den Lymphräumen zu geht die Haut in das Trabekelwerk des Gliedes über (Taf. XV, Fig. 3). Die Trabekeln zeichnen sich durch straffes Bindegewebe und reichliches Vorkommen von glatten Muskelbündeln aus. Die elastischen Fasern sind in ihnen ebenso gut ausgebildet wie in der Haut des Gliedes, sie sind immer längs der Zugrichtung angeordnet. In der gesamten Unterhaut verlaufen reichlich größere und kleinere Blutgefäße und begleiten auch die Trabekeln (Taf. XV, Fig. 3). Dichtgefüllte Kapillaren dringen insbesondere in reicher Ausbildung bis unmittelbar unter die Epidermis vor. Eine besondere Rolle spielen in dem retikulären Gewebe die Leukocyten. Wir treffen sie überall in mehr oder weniger starken Ansammlungen, oft zu Follikeln gehäuft, an

(Taf. XV, Fig. 6, *leuk*). Manchmal erfüllen sie das retikuläre Gewebe so stark, daß dieses unter ihnen gar nicht mehr zu sehen ist; regelmäßig sind sie in der Umgebung der kleinen Blutgefäße zu finden. Ein besonderes Interesse beanspruchen die weißen Blutkörperchen dort, wo sie dicht an die äußere oder die innere Wand des Gliedes herantreten (Taf. XV, Fig. 5 u. 6). Unter dem äußern Epithel sind manchmal Leukocytenanhäufungen zu finden, welche das Epithel bis zu seinen obersten Schichten durchtränken und vernichten (*leuk*, Taf. XV, Fig. 5). Sicher treten dabei auch Leukocyten durch das Epithel nach außen auf die Oberfläche des Gliedes aus, um dort Schutzstoffe abzuscheiden (vgl. Stöhr, Lit. 33, p. 120, Anm. 4), wenn ich auch dort keine habe nachweisen können; das mag aber daran liegen, daß sie nach dem Durchwandern bald zugrunde gehen und auch von den Fixierungs- und Härtungsflüssigkeiten weggespült werden. Dagegen habe ich oft im Innern des Penis Leukocyten nachgewiesen, und zwar immer in der Nähe solcher Stellen, wo sie sich im retikulären Gewebe bis an die Grenzmembran nach dem Penisinnern herandrängten. An diesen Punkten wandern die Leukocyten so zahlreich in die Lymphräume des Penis über, daß die trennende Membran manchmal völlig von ihnen verdeckt erscheint (Taf. XV, Fig. 6). Dort, wo sie angehäuft im Bindegewebe liegen, ist nur der Kern an ihnen zu sehen, erst nach dem Übertritt kann man das sie rings umgebende Plasma deutlich erkennen. In den weiten Lymphräumen des Penis sind die Leukocyten nur spärlich zu finden, und zwar immer in der Nähe solcher Stellen, wo sich beträchtliche Leukocytenansammlungen in der Haut des Penis oder in einem Trabekel finden. Ich vermute deshalb, daß alle Formbestandteile, welche die Schwellungslymphe führt, aus solchen Anhäufungen stammen. Die geschilderten Verhältnisse gelten nur für den distalen Teil des Gliedes, nicht für die Lymphbildungsräume.

Die Wand der Lymphräume des distalen Penisteiles wie der Lymphbildungsräume wird von einem einschichtigen platten Lymphendothel gebildet, das überall in gleichmäßiger Ausbildung erscheint (*end*, Taf. XV, Fig. 1, 3, 5, 6).

Der Blindschlauch, welcher den Penis der Länge nach vom faserigen Körper bis zur Spitze durchzieht, hat von außen nach innen die folgenden Schichten. Auf das einschichtige Lymphendothel, welches ihn gegen die Lymphräume des Gliedes abgrenzt, folgt eine dünne, lockere Schicht faserigen Bindegewebes, in welcher vereinzelt elastische Fasern meist längs verlaufen. Es folgt eine

stärkere Schicht von straffem Bindegewebe, die von derben elastischen Fasern erfüllt ist, welche meist zirkulär verlaufen. Diese drei ersten Schichten bilden zusammen die äußere Wand des Blindschlauches, welche ich auf Taf. XIV, Fig. 6 D_2 eröffnet gezeichnet habe. Unter ihr kommt eine sehr breite Lage von vornehmlich lockerem Bindegewebe mit drei Zonen, nämlich einer dünnen Schicht glatter Muskelfasern, durchzogen von feinsten elastischen Fasern, dann der Hauptschicht, bestehend aus lockerem Bindegewebe mit elastischen Fasern und endlich einer dünnen Zone, in der das lockere Bindegewebe sich schon enger zusammenschließt. In dieser letzten Zone treten zu schiefverlaufenden elastischen Fasern auch längsverlaufende hinzu, allmählich geht diese Schicht in die eigentliche elastische Hülle der Drüse über welche in Taf. XV, Fig. 7 (*elast*) allein dargestellt ist; sie bildet die eigentliche Wand des Drüsenschlauches, welche auf Taf. XV, Fig. 6 (*Dr*) angeschnitten dargestellt ist. In ihr herrschen die elastischen Fasern vor, sie laufen ringförmig und längs durcheinander. Diese Elastika bildet das eigentliche Gerüst der Drüse, sie dringt in alle Septen ein und stützt die feinsten Zöttchen, in ihr verlaufen die reichlich vorhandenen großen und kleinen Blutgefäße der Drüse. Wie Taf. XV, Fig. 7 zeigt, hat die elastische Wand der Drüse an einer Seite eine Einbuchtung. Hier liegt, von der elastischen Hülle des Drüsenschlauches gut getrennt, der elastische Körper, von dem weiter unten die Rede sein wird. Auf die elastische Hülle folgt nach innen eine dünne Lage zelligen Bindegewebes, welches gegen das Lumen der Drüse in Zöttchen vorspringt, die sich hin und wieder an gegenüberliegenden Stellen verbinden, sodaß eine verästelt tubulöse Form der Drüse zustandekommt. Auf der letzten Bindegewebslage steht nun das einschichtige Drüsenepithel, bestehend aus mäßig hohen Zylinderzellen (Taf. XV, Fig. 7 *dr. ep.*). Die Drüse scheidet in ihrem oberen Teil nur Schleim ab; man kann in ein und demselben Tubulus die Zellen in den verschiedenen Stadien der Abscheidung antreffen (Taf. XV, Fig. 8), besonderes bietet der Vorgang hier nicht dar. Dagegen habe ich in dem basalen Teil der Drüse die Zellen in viel lebhafterer Tätigkeit gefunden; das in großer Menge angehäufte Sekret wies hier keine Schleimreaktion auf, Zelltrümmer und mehr oder weniger degenerierte Kerne waren hier im Sekret regelmäßig reichlich vorhanden. An diesen Stellen fand ich den Bau der Drüsenzellen auch nicht mehr so schön klar wie oben, wo ich nur Schleim als Sekret gefunden habe.

In dem Teil des eingestülpten Penis, der als Drüsenausführgang diente, fand ich einen eigentümlichen Sekretkörper der Drüse vor (*secr*, Taf. XV, Fig. 4), den ich eine Reihe von 100 Schnitten von 10 μ Dicke hindurch verfolgen konnte, er muß also mindestens 1 mm lang gewesen sein. Für seine Härte spricht, daß unter seinem Druck das Epithel zurückgewichen ist. An diesem Körper lassen sich im Querschnitt eine äußere, sehr dünne Schleimschicht, dann eine (mit Pikrokarmin) rot gefärbte, ferner eine mit demselben Farbstoff gelb angefärbte, endlich eine farblose innerste Schicht unterscheiden; die zweite Schicht von außen hatte eine zarte ringförmige Schichtung. Über die Bedeutung dieses Gebildes weiß ich nichts zu sagen.

Der elastische Körper, über dessen Lage schon bei der Beschreibung der Wand des Drüsenschlauches berichtet worden ist, besteht zum größten Teil aus starken elastischen Fasern, die ausnahmslos längs verlaufen (*elast*, *F.* Taf. XV, Fig. 9 und 10). Dazwischen liegt kollagenes Bindegewebe, welches von ein paar Längsrippen aus, in denen auch die spärlichen Blutgefäße des elastischen Körpers verlaufen, sich stark verästelt (*coll*, Taf. XV, Fig. 9 und 10). Die feinsten Verästelungen umhüllen die elastischen Fasern, so daß jede von einer feinen Scheide kollagenen Bindegewebes mit charakteristischen Kernen, die sich zum Teil eng an die elastischen Fasern anlegen, umgeben erscheint. Das kommt sehr schön nach einer Eisenhämatoxylin-van Gieson-Färbung zum Ausdruck, welche das kollagene Gewebe wirkungsvoll rot gegen die gelb bleibenden elastischen Fasern abhebt (Taf. XV, Fig. 10). Die genaue Anordnung der elastischen Fasern erkennt man am besten an Schnitten, die mit Kresofuchsin behandelt sind (Taf. XV, Fig. 9); jede einzelne elastische Faser erscheint dabei scharf gegen das umgebende Gewebe abgesetzt. Wenn man die Figuren 9 und 10 vergleicht, so könnte es scheinen, als ob in Fig. 10 die elastischen Fasern größer sind als in Fig. 9. Das rührt daher, daß allein Fig. 9 die elastischen Fasern scharf wiedergibt, während Fig. 10 nur ihre kollagenen Scheiden einigermaßen deutlich zeigt. Dabei sind die feinsten Hüllen nicht mehr angefärbt worden, so daß wir uns in Fig. 10 mehrere elastische Fasern in einer kollagenen Bindegewebsscheide liegen denken müssen.

Der faserige Körper besitzt überhaupt keine elastischen Fasern und ist schon dadurch vom elastischen Körper gut zu unterscheiden, wenn auch beide dicht aneinander grenzen. Für

das Gewebe, aus dem er sich aufbaut, habe ich kein Analogon finden können; jedenfalls läßt es sich nicht mit dem Bindegewebsknorpel in den Ligamenta intervertebralia der Säuger vergleichen, dem es JOH. MÜLLER (Lit. 27, p. 149) an die Seite stellen will. Wie ich schon früher erwähnt habe, fühlt sich der faserige Körper beim Präparieren an solchen Stellen, wo er gut ausgebildet ist, knorpelhart an; er ist weißlich und glänzt seidig. Sein mikroskopisches Bild ist nicht überall dasselbe, besonders erscheint er an den Stellen seiner besten Ausbildung, nämlich dort, wo er die Samenfurche des Urodaeums ventral stützt, von den übrigen Teilen verschieden ausgebildet. Hier besteht das Gewebe des faserigen Körpers vorwiegend aus verhältnismäßig großen, blassen Zellen (Taf. XV, Fig. 11). Bei starker Vergrößerung erkennt man, daß in ihnen das Protoplasma stark vakuolisiert ist und in Bläschenform dem Kern anliegt, der stets etwa die Mitte der Zelle einnimmt. Der Kern ist groß, rund, blaß, mit einem kleinen Nukleolus und feinen Chromatinkörnchen ausgestattet; nicht selten liegen zwei Kerne in einer Zelle. Das Protoplasma ist in den Bläschen, welche dem Kern am nächsten liegen, am dunkelsten, nach dem Rande der Zelle hin werden die Bläschen heller, manchmal fehlt ihnen ein Inhalt ganz. In einigen Zellen erfüllt das Protoplasma auch nur einen Teil der Zelle um den Kern herum. Stets sind die Zellen gegen die Umgebung deutlich begrenzt, ihre Form wird von den sie umgebenden Fasern stark beeinflußt, so daß die Taf. XV, Fig. 11 dargestellten, eigentümlichen Formen entstehen. Die Bindegewebsbündel, in welche diese Zellen eingelagert sind, erscheinen an den Stellen, wo die Zellen am dichtesten liegen, von helleren und dunkleren Partien abgesehen, ganz strukturlos. Je weiter wir uns aber von der betrachteten Stelle entfernen, desto mehr tritt in dem Bindegewebe die Faserung auf, wie ich sie Taf. XV, Fig. 11 dargestellt habe. Das Bindegewebe verdrängt nun die zwischen ihm liegenden Zellen immer mehr, so daß weiterhin nur noch die Kerne sichtbar bleiben, die das vorhin geschilderte eigentümliche Aussehen behalten.

Die eigentümliche Bildung des gefäßreichen Körpers (Taf. XV, Fig. 12) ist schon von R. MÜLLER (Lit. 28) histologisch eingehender behandelt worden gelegentlich seiner Untersuchung über die Lymphabscheidung in diesem Organ. In diesem Körper überwiegen die Gefäße mit ihren Verästelungen so sehr das übrige Gewebe, daß sein Name gut begründet erscheint. Der Bau der Blutgefäße weist hier wie auch in dem übrigen Begattungsorgan

Besonderheiten nicht auf. Die feinsten Verästelungen der Gefäße (*cap.* Taf. XV, Fig. 12) sind hier in ein zelliges Parenchym eingebettet, das nach dem Lumen der Lymphbildungsräume zu von dem gewöhnlichen Lymphendothel begrenzt wird. Vorwiegend die kleineren Gefäße habe ich strotzend von Blut gefüllt gefunden. In den Trabekeln des gefäßreichen Körpers finden sich neben glatten Muskelbündeln vor allem starke elastische Fasern vor.

Geschichtlicher Rückblick und Schlußbemerkungen.

Welche morphologische Bedeutung wurde nun bisher den einzelnen von mir beschriebenen Teilen des Begattungsgliedes zuerkannt? Wie stellen sich die früheren Beobachter zu dieser Frage? An der Hand eines geschichtlichen Rückblickes über die Entwicklung unserer Kenntnis vom Begattungsorgan der Ente wird dies zunächst zu beantworten sein. Die Tatsache, daß ein wohlentwickeltes Begattungsglied nur bei einigen wenigen Vögeln zu finden ist, ist den Forschern zwar schon früher merkwürdig erschienen, hat aber nur verhältnismäßig wenige Beobachtungen des interessanten Organs gezeitigt. Harvey (erwähnt bei Joh. Müller, Lit. 27, p. 154) schreibt: „In nigra anate penem tantae longitudinis vidi, ut absoluto coitu, humi pendentem gallina avide eum (lumbricum credo, arbitrata) mordicaret; faceretque illius citius solito retractionem." Die erste Abbildung des Entenpenis bringt Home (Lit. 19, Tom. IV, Tab. 134); er stellt den eingestülpten Penisteil aufpräpariert dar. Dem Bild ist in neuester Zeit das Mißgeschick begegnet, daß es von Disselhorst (Lit. 5 und 6) als das eines Penis von Echidna angesprochen und gedeutet wurde, was der Verfasser freilich in beiden Fällen am Ende seiner Arbeit berichtigt. Eingehender hat zuerst Tannenberg (Lit. 34) das männliche Begattungsorgan der Vögel behandelt; er beschreibt unter anderem auch den Penis der Ente, wie er ihn in der Ruhelage findet. Davon, daß das Organ ausgestülpt wird, wenn es in Funktion tritt, weiß Tannenberg noch nichts, daher kommt es, daß er sich von dem Gebrauch der Rute ganz irrige Vorstellungen macht. Er hält nämlich das Lumen der Drüse und des darauf folgenden eingestülpten Teiles des Penis für die Röhre, durch welche der Sperma während der Begattung abfließt, und wundert sich, daß er zwischen dieser Röhre und den Papillen, auf denen die Vasa deferentia münden, keine Verbindung findet.

Auf Grund dieses Befundes würde TANNENBERG am liebsten leugnen, daß das von ihm beschriebene Organ die Rute sei und daß die Ente überhaupt eine habe, wenn er sie nicht selbst hätte nach der Begattung aus der Kloake heraushängen sehen. TANNENBERG beschreibt auch schon die gefäßreichen Körper (vgl. p. 657) für den Enterich und für den Hahn, hält sie aber für Drüsen. GEOFFROY-ST. HILAIRE (Lit. 12) hatte bereits eine viel bessere Kenntnis von dem Aufbau und der Funktion des Begattungsgliedes bei den Vögeln. Er gibt die ersten einigermaßen klaren Abbildungen des Entenpenis, und zwar, was besonders wertvoll ist, außer in der Ruhelage auch in zwei verschiedenen Stadien der Ausstülpung; aus ihnen geht hervor, daß der Forscher von der Bedeutung der äußeren Samenrinne und von ihrer Verbindung mit dem Urodaeum, überhaupt von der Funktion des Gliedes ungefähr die richtige Vorstellung hatte. BARKOW (Lit. 1a, b) erkennt als erster den wahren Aufbau der gefäßreichen Körper und rechnet sie zum Begattungsorgan, gibt ihnen aber den unglücklichen Namen „Corpora cavernosa“, der nur Verwirrung anrichten konnte. Die Bezeichnung „Corpora cavernosa“ wurde schon früh in der Anatomie auf die morphologisch ganz gut bestimmten Schwellkörper im Säugetierpenis angewandt, die Übertragung dieses Ausdruckes auf Bildungen im Begattungsorgan der Vögel mußte von vornherein bei einem Unbefangenen den Eindruck erwecken, als handele es sich dabei um ein Organ, welches zum mindesten funktionell den „Corpora cavernosa“ der Säuger entspricht. JOH. MÜLLER (Lit. 27) hat in einer klaren Arbeit, die mit sehr guten Abbildungen ausgestattet ist, zwei verschiedene Typen des Vogelpenis, nämlich den von Struthio und den von Rhea neben anderen genau beschrieben; die Untersuchungen sind allerdings nur an Alkoholpräparaten aus Museen gemacht. JOH. MÜLLER betont ausdrücklich, daß die Rute von Rhea nach dem Typ des Anatidenpenis gebaut sei, ich will daher auf seine Angaben über Rhea etwas näher eingehen. An der Rute von Rhea ist nach JOH. MÜLLER ein fester und ein ausstülpbarer Teil zu unterscheiden, von denen sich der feste aus einem paarigen fibrösen Körper und dem darüber liegenden kavernösen Gewebe zusammensetzt, welches den Beginn der Samenrinne auspolstert, während der ausstülpbare Teil bis zu seiner Mitte etwa die eingestülpte Fortsetzung der äußeren Samenrinne auf seiner umgewendeten Wand führt nnd dann weiter hinten in seiner zweiten Hälfte drüsigen Charakter annimmt. Bis zu dieser Stelle kann

der Blindschlauch ausgestülpt werden, das hat JOH. MÜLLER klar erkannt und auf einer guten Abbildung wiedergegeben. Der feste Teil ist bei Rhea stark entwickelt und zeigt schon die der Rute in ihrer Gesamtheit eigentümliche Linksdrehung. Die Einstülpung des Blindschlauches erfolgt nach JOH. MÜLLER durch die Wirkung eines elastischen Bandes. Dadurch, daß die fibrösen Körper sich gegeneinander neigen, kommt der Beginn der Samenrinne, und dadurch, daß sie sich überkreuzen, kommt die Drehung des Gliedes zustande. Die obere Fläche der fibrösen Körper ist nach JOH. MÜLLER also von kavernösem Gewebe bedeckt, das sich in den ausstülpbaren Teil des Penis zu beiden Seiten der Samenrinne fortsetzt. „Es besteht, wie beim Menschen, im Innern des Corpus cavernosum urethrae et penis aus lauter zelligen Venenplexus. Diese beginnen schon zur Seite der Kloake, ohne von fibrösen Häuten und von mehr als verdichtetem Zellgewebe eingeschlossen zu sein.“ Sollte das bei Rhea wirklich der Fall sein? Ich glaube es nicht recht. Wenn MÜLLER bei der Ente wirklich etwas anderes als bei Rhea bemerkt hätte, dann würde er es sicher angegeben haben, denn beide Vögel sollen ja denselben Typ im Bau des Penis haben. Sollte JOH. MÜLLER nicht in der Anschauung befangen gewesen sein, daß die Erektion bei den Vögeln gar nicht anders wie auch bei den Säugern nur durch Beteiligung des Blutes erfolgen könne, und deshalb stillschweigend die Annahme gemacht haben, daß das Schwellgewebe zu Seiten der Rinne venöser Natur sei? Ganz klar kommt die Meinung JOH. MÜLLERS aber erst zum Ausdruck, als er nach den Gründen forscht, aus denen die Rute der Enten nach dem Coitus noch eine Zeitlang draußen hängen bleibt: „Die Anfüllung der Teile von Blut innerhalb des kavernösen Gewebes muß am meisten diese Reduktion verhindern.“ Wir wissen jetzt, daß das für die Ente, an der auch JOH. MÜLLER diese Beobachtung gemacht hat, falsch ist, denn das Blut ist dort bei der Erektion direkt nicht beteiligt (vgl. p. 659). Den gefäßreichen Körper kennt JOH. MÜLLER auch von Enten und Gänsen her; er hält ihn zwar für sehr blutreich, findet in ihm aber nicht die „zellige Beschaffenheit“ (d. h. die Kavernenbildung) der Säugetierschwellkörper. Deshalb glaubt er, daß der gefäßreiche Körper für die Erektion ohne Bedeutung sei und lehnt es ab, ihn als „Corpus cavernosum“ zu bezeichnen, wie das BARKOW getan hatte.

Ich mußte auf die Angaben von JOH. MÜLLER etwas ausführlicher eingehen, weil seine Beurteilung des Begattungsorgans der

Vögel, soweit ich sie hier wiedergegeben habe, in der vergleichenden Anatomie bis heute im allgemeinen für richtig angesehen wird. Darüber braucht man sich nicht zu wundern, wenn man berücksichtigt, daß, abgesehen von dem falschen Urteil über die Vorgänge bei der Erektion, die Darstellung der von Joh. Müller als Typen gewählten Begattungsorgane von Struthio und Rhea so klar und durch so gute Abbildungen gestützt ist, daß sie bis heute von keiner neuen Arbeit erreicht worden ist. Und gerade wegen der sonstigen Gediegenheit der Arbeit nahm man alle ihre Angaben als richtig an, ohne sie gründlich nachzuprüfen und konnte deshalb von der falschen Auffassung des Begattungsorgans nicht loskommen. Der Fehler sieht zunächst ganz unscheinbar aus. Joh. Müller verlegt nämlich das kavernöse Gewebe in die Umgebung der Rinne und nimmt an, daß es dazu da ist, um die Rinne während der Erektion zu einer Röhre zu schließen. Wenn aber das Schwellgewebe nur in dem gedachten Bereich angeordnet wäre, dann würde der ausgestülpte Blindschlauch des Penis bei der Erektion keine bemerkenswerte Dickenzunahme erfahren und gegen den an und für sich stärkeren „festen“ Teil des Penis deutlich abgegrenzt bleiben. In der Tat macht Joh. Müller zwischen beiden Teilen der Rute stets einen scharfen Unterschied und hält den ausstülpbaren Blindschlauch für einen Bestandteil des Begattungsorgans, der dem Gliede von Rhea gegenüber dem von Struthio hinzugekommen ist. Ich werde auf Joh. Müllers Auffassung später zurückkommen.

Lereboullet (Lit. 22) bespricht das Begattungsorgan der Vögel und als Typ den rudimentären Penis des Hahns gelegentlich einer größeren Arbeit, in der er die einheitliche Anlage des Begattungsorgans bei allen Wirbeltieren nachzuweisen sucht. Auch er beschreibt die gefäßreichen Körper für den Hahn wie für die Ente, ohne sich über ihre Bedeutung für das Begattungsorgan Rechenschaft geben zu können. Auf seine Theorie über diese Körper brauche ich um so weniger einzugehen, da sie von der vergleichenden Anatomie schon früher als haltlos erkannt und abgelehnt worden ist.

Keiner der bis jetzt angeführten Forscher hat das Begattungsglied eines Vogels ausreichend beschrieben, trotzdem haben aber alle Vergleiche zwischen Teilen dieses Organs bei den Vögeln und bei den Säugern gezogen, und das ist bedenklich. Daß man grade die Säuger zu den Vergleichen heranzog, lag in der Arbeitsweise der älteren vergleichenden

Anatomie; sie ging in ihren Betrachtungen vom Menschen aus und führte in ihren Schlüssen wieder auf ihn zurück. Es war geradezu selbstverständlich, daß man Teile der beim Menschen vorgefundenen Bildungen auch bei den Vögeln wiederzufinden erwartete, denn der Mensch war nach der alten Anschauung das vollkommenste Gebilde, das aus dem allgemeinen Bauplan der Natur hervorgegangen war. So lange solche Ansichten herrschten, konnte es zu keiner vorurteilsfreien Würdigung der morphologischen Eigentümlichkeiten des Begattungsorgans der Vögel kommen.

Die neuere vergleichende Anatomie, die auf dem Boden der Abstammungslehre steht, stellt dagegen Organreihen auf, welche von den einfachsten vorkommenden Formen ausgehen und möglichst lückenlos bis zu den am verwickeltsten gebauten führen sollen. Dabei hatten von jeher die Reihen, welche in dem Stamm der Wirbeltiere in gerader Linie bis zum Menschen führten, den Vorzug allgemeiner Beachtung, und die Formen, welche, wie die Vögel, Seitenzweige dieser Entwicklung darstellen, wurden stiefmütterlich behandelt. So dauerte es geraume Zeit, bis unser Thema wieder einmal aufgegriffen wurde. Boas (Lit. 3) hat es unternommen, die Begattungsorgane der Vögel in einer theoretischen Abhandlung über die Kopulationsorgane der amnioten Wirbeltiere vergleichend-morphologisch zu würdigen. Im allgemeinen baut er auf den Untersuchungen von Joh. Müller auf, wir finden daher die Teilung der Rute in zwei morphologisch getrennte Gebilde, nämlich einen festen und einen ausstülpbaren Teil, ferner die Müllersche Auffassung der fibrösen Körper und des kavernösen Gewebes bei ihm wieder. Das Neue an seiner Arbeit ist, daß er alles im deszendenztheoretischen Sinne umdeutet. So glaubt Boas, daß den fibrösen Körpern der Vögel homologe Bildungen außer bei den Schildkröten und Krokodilen auch bei den Monotremen und den Säugern vorkommen, wo sie mit dem paarigen Corpus cavernosum penis identisch sind. Alle diese Bildungen faßt er unter dem Begriff „Corpus fibrosum" zusammen. Dazu ist zu bemerken, daß außer bei den Säugern die in Betracht kommenden Bildungen noch nirgends so gründlich untersucht worden sind, daß sie unter einem gemeinsamen morphologischen Begriff vereinigt werden könnten, und ich kann deshalb den Ausführungen von Boas nur den Wert einer geistreichen Hypothese zuerkennen; unsere positiven Kenntnisse vom Begattungsorgan der Vögel hat Boas jedenfalls nicht bereichert, und das war doch gerade zunächst nötig, wenn man dem Begattungsorgan die rich-

tige Stellung im vergleichend-anatomischen System anweisen wollte. GADOW (Lit. 11) hat an mehreren Präparaten die Ergebnisse JOH. MÜLLERS nachgeprüft und bestätigt sie. Er betont als wichtigen Unterschied zwischen dem Begattungsorgan von Rhea und dem der Anatiden, welche ja im wesentlichen einen nach demselben Typ gebauten Penis haben sollen, daß bei Rhea die Muskeln des Gliedes an das knöcherne Becken ansetzen, während bei den Anatiden eine solche Verbindung fehlt. Das kann ich aber nach meinen Untersuchungen für die Hausente nicht bestätigen, da hier das eine Paar Muskeln des Penis, der paarige M. retractor penis anterior (vgl. p. 636) vom O. ischii entspringt. Endlich hat GERHARDT (Lit. 15 und 16) das Begattungsglied einiger Vögel nach dem Schema von JOH. MÜLLER kurz untersucht. Neue Gesichtspunkte haben seine Untersuchungen nicht in die Beurteilung der Vogelrute gebracht, dagegen hat GERHARDT die vergleichende Anatomie um einen neuen Begriff bereichert, indem er außer dem paarigen Corpus fibrosum BOAS), das bei den Vögeln nicht schwellungsfähig ist, das erektile Corpus spongiosum bei den Vögeln unterscheidet, welches die Samenrinne auskleiden soll; homologe Bildungen besitzen nach ihm die Schildkröten und Krokodile, ferner die Monotremen und Säuger, wo dieser Körper dem Corpus cavernosum urethrae entsprechen soll.

Hier kann ich gleich zwei Arbeiten von TRAWINSKI anschließen (Lit. 35 u. 36), in welchen das Begattungsorgan mehrerer Entenvögel im Ruhezustande untersucht worden ist. Diese jüngsten Arbeiten zeigen noch einmal deutlich, wie eine Betrachtung der Begattungsorgane ohne Berücksichtigung des Funktionszustandes zu keinem guten Ziele führt. Da der Verfasser die einschlägige Literatur fast gar nicht berücksichtigt, so erklärt es sich, daß er zu manchen Fragen, welche eine neue Arbeit über das schon öfter bearbeitete Gebiet beantworten zu suchen mußte, keine Stellung genommen hat. Soweit sich TRAWINSKI mit dem Bau des Entenpenis beschäftigt, will ich auf seine Angaben eingehen; da der Verfasser in wesentlichen Punkten von meiner Auffassung abweicht, wird eine längere Auseinandersetzung hier nötig sein. In der Beurteilung des Begattungsorgans schließt sich TRAWINSKI an BOAS an. Der erste Teil seiner Untersuchungen bringt die Beschreibung der anatomisch-topographischen Verhältnisse und fängt an: „Wenn wir die Kloake eines Enterichs öffnen, so finden wir bei der Mündung des Afterdarms dorsal und seitlich an der Wand der Kloake eine ziemlich starke, halbmondförmige Schleimhautfalte, welche von hinten eine

ansehnliche, rundlich-ovale Vertiefung begrenzt; in derselben befindet sich an der dorsalen Seite der Kloake das Begattungsorgan, welches die Gestalt eines mehrmals schleifenförmig gebogenen Schlauches besitzt und aus einem ausstülpbaren, fibrösen und einem nicht ausstülpbaren, vorne ebenfalls fibrösen und hinten drüsigen Teil besteht." Die „ziemlich starke, halbmondförmige Schleimhautfalte" stimmt wohl mit dem Gebilde, das ich als paarigen Basalwulst des Penis beschrieben habe, überein, und die „rundlich-ovale Vertiefung", welche von dieser Falte begrenzt wird, ist der Sack, in dem der ausstülpbare Teil des Penis im Ruhezustande liegt; diese Beziehungen kann man auf einer wenig deutlichen Abbildung, auf die TRAWINSKI verweist, etwa feststellen. Aber „an der dorsalen Seite der Kloake" liegt der zusammengerollte Blindschlauch des Penis in der Ruhe nicht (vgl. meine Taf. XIV, Fig. 8, *penis*), sondern zur linken Seite des Coprodaeums; überhaupt erweckt die Darstellung TRAWINSKIS die falsche Vorstellung, daß das Begattungsorgan an der Dorsalseite der Kloake liegt. TRAWINSKI begeht hier zwei Fehler, denn er sieht einmal nur den eingestülpten Blindschlauch für den Penis an, während doch ein Teil des Gliedes auch während des Ruhezustandes in der Kloake selbst sichtbar ist (vgl. Taf. XIV, Fig. 7), und dann liegt dieser Teil des Penis auch ventral zur Kloake; an ihn schließt sich bei der Erektion, wie wir gesehen haben, der herausrollende Penisschlauch an und kommt so auch ventral zur Kloake zu liegen. Demnach liegt das Begattungsorgan während der Erektion ventral zur Kloake, und dieser Zustand kommt für die Bestimmung der Lage des Organs allein in Frage. Die Lagerung des Gliedes zur Kloake ist für die vergleichende Anatomie wichtig; um so weniger durfte TRAWINSKI seine Angaben nur auf Grund des Ruhezustandes, der die Lagebeziehungen des Begattungsorgans sekundär stark verändert, machen. Es besteht aber die begründete Vermutung, daß TRAWINSKI über diese Veränderungen ziemlich im unklaren geblieben ist. Nach ihm besteht das Glied nämlich „aus einem ausstülpbaren, fibrösen und einem nicht ausstülpbaren, vorne ebenfalls fibrösen und hinten drüsigen Teil". Nach meinen Untersuchungen (p. 665) ist aber lediglich der Teil des Penisschlauches mit drüsigem Lumen nicht ausstülpbar, woraus folgt, daß die Anschauung TRAWINSKIS über die Ausstülpung des Gliedes keine klare ist. Das bestätigen auch noch einige Bemerkungen, die ich etwas später (p. 724) in seiner Arbeit finde. „Der im Innern (des fibrösen Abschnittes) befindliche Kanal bildet, je mehr

er sich dem Drüsenteil nähert, immer weniger verästelte Nebensprossen und stellt sich endlich als ein einheitliches, größeres Lumen dar. Durch diesen Kanal fließt während des Coitus das vom Drüsenabschnitt des Penis gebildete Drüsensekret aus.“ Die „Nebensprossen“, die man nach der Beschreibung TRAWINSKIS als besondere Gebilde ansehen könnte, erklären sich einfach als Faltungen der in der Ruhelage eingestülpten Haut, die während der Erektion die äußere Bedeckung des Gliedes bildet (vgl. dazu meine Textfig. 5—8, die Schnitte durch einen nicht völlig umgewendeten Penis darstellen). Es ist möglich (vgl. p. 665f.), daß das Glied während der Begattung nicht ganz ausgestülpt wird und daß dann der an den Drüsenteil anschließende Abschnitt des Penisschlauches zur Ausführung des Drüsensekretes dient, als wesentlich muß aber gegenüber TRAWINSKI betont werden, daß der ganze Penisschlauch mit Ausnahme seines drüsigen Abschnittes umgestülpt werden kann. Weiter schreibt TRAWINSKI: „Ehe wir zu der Beschreibung des Drüsenteils übergehen, müssen wir bemerken, daß die Schleifen des nicht ausstülpbaren Teils des Penis durch lockeres Bindegewebe derart miteinander verbunden sind, daß sie einen einheitlichen Knäuel bilden . . . .“ Dazu ist zu bemerken, daß im Ruhezustande sowohl der ausstülpbare wie der nicht ausstülpbare Teil des Penisschlauches durch „lockeres Bindegewebe“ verbunden zu einem Knäuel aufgerollt liegen. Sollte etwa TRAWINSKI diesen ganzen Teil des Begattungsorgans für nichtausstülpbar halten? Wie kommt wohl überhaupt TRAWINSKI dazu, einen Unterschied zwischen einem fibrösen ausstülpbaren und einem fibrösen nichtausstülpbaren Teil des Penis zu machen? Ich glaube den Anhalt dafür in dem folgenden Satz zu finden. „An der inneren, dem engen Lumen zugekehrten Wand des fibrösen Abschnittes des Gliedes befinden sich abgerundete, quer verlaufende, fibröse Plättchen, die, soweit die äußere Samenrinne reicht, reihenartig hintereinander angeordnet sind, während sie in dem weiteren Teile unregelmäßig und nicht so schön ausgebildet verlaufen“ (p. 721). Man kann aber lediglich, wenn man das Glied in Funktion betrachtet, schließen, wie weit die Samenrinne reicht, nicht aus ihrer Lage im Ruhezustande, in dem alle Verhältnisse mehr oder weniger stark verändert sind. Wenn auch in einem Teile des eingestülpten nichtdrüsigen Penisabschnittes die sonst äußere Samenrinne nicht mehr deutlich angedeutet ist, so kann man daraus nicht ohne weiteres folgern, daß sie dort nicht mehr vorhanden ist, und daraus wieder den schwerwiegenden Schluß

ziehen, daß nur bis zu der Stelle, wo die Samenrinne im Lumen des eingestülpten Teiles deutlich sichtbar ist, der Penis umgewendet werden könne.

In dem folgenden zweiten Teile, „Der histologische Bau“ betitelt, stellt TRAWINSKI den inneren Aufbau des Gliedes dar; auch hier ergeben sich, da sich die Beschreibung nur auf den Ruhezustand bezieht, mehrere Irrtümer. Nach TRAWINSKI ist es für das Penisepithel eigentümlich, zapfenartige Vorsprünge in das darunter gelegene Bindegewebe zu bilden, wobei eine Durchflechtung beider Elemente zustande kommen soll. Ich habe durch den Vergleich des schlaffen mit dem erigierten Glied nachgewiesen (p. 667), daß diese Zapfen nur vorübergehende Bildungen sind, die verschwinden, wenn das Glied geschwellt wird; also dürfte auch von einer „Durchflechtung“ von Epithel und Bindegewebe keine Rede sein. Interessant ist es, wie sich TRAWINSKI zu den Lymphschwellräumen stellt, die ja im Zustande der Erschlaffung des Gliedes wenig auffallen (vgl. meine Textfig. 12—18).

„Das darunter liegende, straffe Bindegewebe . . . geht basal in balkenartig angeordnete Teile über, . . . zwischen welchen ansehnliche lymphatische . . . Lakunen vorhanden sind, so daß die ganze Haut sehr leicht verschiebbar ist“ (p. 722). Wie wir sahen, reichen diese Lymphräume bis zur Spitze des Gliedes, d. h. bis dorthin, wo der Drüsenschlauch mündet. Demnach dürfte die folgende Behauptung TRAWINSKIS auf einem Beobachtungsfehler beruhen. „Der weiter nach hinten folgende Teil des fibrösen Abschnittes des Penis besitzt denselben Bau, und der Unterschied besteht nur darin, daß die Trabekelschichte samt den lymphatischen Räumen verschwindet . . .“ (p. 723). Der fibröse Körper, den TRAWINSKI beschreibt, deckt sich im wesentlichen mit dem von mir „elastischer Körper“ genannten Gebilde. Nach TRAWINSKI ist er in dem weiter nach hinten folgenden Teil des fibrösen Penisabschnittes, der dem distalen Teil des Gliedes während der Erektion entspricht, paarig vorhanden. Davon habe ich nichts bemerkt. Dagegen gibt TRAWINSKI weiterhin eine einwandsfreie Beschreibung des drüsigen Abschnittes des Gliedes, in der er den Aufbau und die feinere Ausbildung des Drüsenepithels genau schildert; die erste eingehende Beschreibung dieses Teiles des Begattungsorganes.

Der „gefäßreiche Körper“ wird in dieser Arbeit gar nicht erwähnt; das darf uns auch nicht wundern, denn seine Beziehungen zum Begattungsorgan kommen erst während der Erektion des

Gliedes deutlich zum Ausdruck, und auf diesen Zustand geht ja Trawinski gar nicht ein. Zu bemerken ist noch, daß die Anschaulichkeit der Beschreibung durch die beigegebenen Bilder nicht gerade erhöht wird. Alles in allem werden unsere Kenntnisse vom Begattungsorgan der Ente durch diese neueste Arbeit nicht nennenswert bereichert.

Die Auffassung von der Vogelrute, wie wir sie noch heute in den Lehrbüchern der vergleichenden Anatomie finden, deckt sich mit dem, was ich als die Ansichten von Boas und Gerhardt wiedergegeben habe. Die richtige Erkenntnis konnte sich erst Bahn brechen, als man sich mit dem Studium der Funktion des Gliedes näher zu beschäftigen begann. Von dieser Seite sind Eckhard und nach ihm R. Müller an das Problem herangetreten. Eckhard (Lit. 7) haben wir die wichtige Erkenntnis zu danken, daß die Erektion des Entenpenis durch Lymphabscheidung zustande kommt. R. Müller (Lit. 28) hat dann später die Art und Weise der Lymphabscheidung näher untersucht und gefunden, daß das Arteriengeflecht des gefäßreichen Körpers die Lymphe für die Erektion des Gliedes liefert. Leider hat R. Müller seine Ergebnisse nicht benutzt, um eine neue Auffassung des Begattungsorgans zu begründen. Er nennt den paarigen gefäßreichen Körper Tannenbergschen Körper; darin bin ich ihm nicht gefolgt, denn ich halte meine Bezeichnung einmal für zweckdienlicher und dann finde ich das Verdienst Tannenbergs um diese Bildungen gar nicht so bedeutend, daß die Bezeichnung etwa deshalb angebracht wäre. Tannenberg hat die gefäßreichen Körper zwar entdeckt aber verkannt, denn er vermutete eine der Prostata entsprechende Drüse in ihnen. Mit größerem Rechte dürfte man Barkow, der die Körper zum ersten Male richtig beschrieben hat, als Entdecker der gefäßreichen Körper betrachten. Obwohl nun R. Müller festgestellt hat, welche wichtige Rolle die gefäßreichen Körper bei der Schwellung des Penis spielen, will er sie nicht zum Begattungsorgan gerechnet wissen, wenn ich den folgenden Satz richtig verstanden habe: „Wir lehnen die Bezeichnung der Tannenbergschen Körper als Corpora cavernosa deshalb ab, weil sie nach Joh. Müller nicht als Teile der Rute selbst anzusehen sind, und ihr Analogon in den Gefäßkonvoluten haben, welche bei einer Anzahl von Vogelspezies, die nur eine paarige Genitalpapille haben, an der Basis dieser Papillen liegen" (l. c. p. 461). Joh. Müller mußte freilich diesen Standpunkt vertreten, denn ihm war die Bedeutung des

gefäßreichen Körpers unbekannt, dagegen ist es nicht recht zu begreifen, warum R. Müller, dem ihr Zweck wohlbekannt war, an dieser Ansicht festhält; allerdings steht der Satz im Gegensatz zu einem andern, der sich kurz vor dem vorigen findet: „Die männlichen Begattungsorgane der Anseres (Anatiden) . . . bestehen bei der erwachsenen männlichen Ente aus zwei kavernösen Körpern und dem ausstülpbaren Teile, der aus deren Vereinigung entsteht“ (l. c. p. 458). Zu den kavernösen Körpern, die bei mir Lymphbildungsräume heißen (vgl. p. 656), gehören natürlich auch die in ihnen liegenden gefäßreichen Körper, hier würden sie also doch zum Begattungsorgan rechnen.

Die Untersuchungen von Eckhard und R. Müller sind, obwohl von hohem Wert für die richtige Auffassung vom Begattungsorgan der Vögel, bis jetzt in der vergleichenden Anatomie unberücksichtigt geblieben.

Ich will nun kurz zusammenfassend wiederholen, in welchen Punkten ich von der landläufigen Anschauung der vergleichenden Anatomie über das Begattungsorgan der Ente, wie ich sie vorhin dargestellt habe, abweiche. Dabei betone ich von vornherein, daß ich mit meinen Ausführungen lediglich das Ziel verfolge, irrige Anschauungen über das Begattungsorgan der Ente richtigzustellen, nicht aber gleichzeitig in eine Kritik der Forschungen eintreten will, welche sich mit den Begattungsorganen anderer Vögel befassen, die nach dem Typ des Anatidenpenis gebaut sein sollen. Ich kann an dem Penis der Ente keinen „festen“ und „ausstülpbaren“ Teil unterscheiden, wenn ich meine Auffassung von der morphologischen Bedeutung der einzelnen Teile des Gliedes lediglich auf den Zustand der Funktion, also auf den der Erektion, gründen will. Die beiden Teile, welche man in der Ruhelage an dem Entenpenis etwa als seinen „festen“ und seinen „ausstülpbaren“ Teil bezeichnen könnte, bilden während der Erektion äußerlich und innerlich ein Ganzes, und das ist maßgebend für ihre Beurteilung. Meine Auffassung erhält eine wesentliche Stütze durch die Ontogenie; sie weiß nichts von einer getrennten Anlage eines „festen“ und eines „ausstülpbaren“ Teiles des Begattungsgliedes, vielmehr wird der Penis einheitlich als spiralig gewundenes Organ angelegt, erscheint also auf einem der letzten Stadien der Embryonalentwicklung grundsätzlich so, wie er sich später nur wieder im erigierten Zustande zeigt (nach Pomayer, Lit. 8c). Der „feste“ Teil des Penis sieht aber in der Ruhelage des Gliedes nicht mehr spiralig gewunden aus (vgl. Taf. XIV,

Fig. 7). Also muß sich der Penis während der weiteren Entwicklung wohl noch einstülpen, bis er den von mir geschilderten Zustand beim ausgewachsenen Tier erreicht. Die Einstülpung eines Teiles des Gliedes ist dann ein sekundärer Zustand, hervorgerufen durch die Anpassung eines durch mancherlei Begünstigungen immer voluminöser gewordenen Organs an die engen Verhältnisse der Kloake, gegenüber dem primären Zustand der einheitlichen Anlage des Penis. In der nach meiner Meinung also falschen Ansicht über die Zusammensetzung des Anatidenpenis aus zwei Teilen mußten die Vertreter dieser Anschauung allerdings auf Grund ihrer irrigen Vorstellung über die Schwellfähigkeit des Gliedes befangen bleiben. Bei Joh. Müller (dessen grundlegende Untersuchungen nur an Alkoholpräparaten gemacht sind, was nie übersehen werden darf) war es mehr eine theoretische Forderung, daß in den Rändern der Rinne auf dem „festen“ und auf dem „ausstülpbaren“ Teil des Penis Schwellgewebe vorhanden sein müsse, damit die Samenrinne sich zu einer Röhre schließen könne. Seine Nachfolger (Boas, Gerhardt) glaubten diese Meinung bestätigen zu können. Unter solchen Voraussetzungen mußte man allerdings, wie ich schon hervorgehoben habe, glauben, daß der Penis während der Erektion weiter keine starke Volumenzunahme erfährt. Dann mußte freilich auch während der Erektion ein Unterschied zwischen dem „ausstülpbaren“ Teil des Penis und dem basalen Teil des Organs, der nicht ausgestülpt zu werden braucht und an und für sich schon stärker als jener ist, weil ja der ausstülpbare Blindschlauch des Penis in der Ruhelage in diesen Teil zurückgestülpt wird, bestehen bleiben. Daß dies nicht zutrifft, lehrt die Beurteilung des Gliedes im geschwellten Zustande, wie ich sie durchgeführt habe, denn das Schwellgewebe ist eben nicht blos auf die Ränder der Samenrinne beschränkt, sondern erfüllt das ganze Glied.

Man kann sagen, daß dem gesamten inneren Aufbau des Entenpenis durch die eigentümliche Art seiner Schwellung durch Lymphabscheidung ein besonderer Charakter aufgedrückt wird. Es dürfte sich lohnen, jetzt einmal auf die allgemeinere Frage etwas näher einzugehen: Ist die Art der Erektion, wie wir sie bei der Hausente antreffen, einzigartig, oder finden wir etwas ähnliches bei anderen Vögeln oder vielleicht auch noch bei anderen Wirbeltieren vor? Bleiben wir zunächst bei den Vögeln. Das der Hausente eigentümliche Schwellgewebe, welches man im Gegensatz zu dem bei den Säugetieren vorkommenden Blutschwell-

gewebe als Lymphschwellgewebe bezeichnen kann, hat in dem paarigen gefäßreichen Körper, der die Schwellungslymphe abscheidet, einen typischen Bestandteil. Zunächst ist von vornherein anzunehmen, daß die Verwandten der Hausente, bei denen ein Penis auftritt, den Lymphbildungsräumen homologe Bildungen besitzen. NITSCH (erwähnt bei R. MÜLLER, Lit. 28, p. 459) hat solche Räume bei Anas acuta und Anas tadorna beschrieben, ferner BARKOW (Lit. 19, p. 438) ein dem gefäßreichen Körper homolog gebildetes Arteriengeflecht bei Anser cinereus domesticus. Aber auch bei Formen ohne eigentliche Penisbildung treten gefäßreiche Körper auf und sind dann wohl Zeichen dafür, daß ein früher vorhandenes Begattungsorgan hier im Laufe der Entwicklung zurückgebildet worden ist. So findet man beim Haushahn keinen deutlich entwickelten Penis vor, nur einen an der Ventralseite des Proctodaeums gelegenen Höcker, der schon öfter als Penisrudiment angesprochen worden ist, so von GEOFFROY-St. HILAIRE (Lit. 12), BARKOW (Lit. 1a), JOH. MÜLLER (Lit. 27), LEREBOULLET (Lit. 22) und TRAWINSKI (Lit. 35). Interessant ist es nun, daß ein „gefäßreicher Körper“ hier stark ausgebildet ist. BARKOW (l. c. p. 441) beschreibt ihn in Gestalt und Lage ganz ähnlich wie beim Enterich: „Das hinterste Ende der A. pudenda interna geht in die starken Corpora cavernosa über, die zur Seite der mittleren Abteilung der Kloake liegen, aus den feinsten Verzweigungen der A. pudenda bestehen und noch kleine Zweige zum hintersten Ende der Kloake wieder aus sich hervorgehen lassen.“ Diese Beschreibung stützt sich auf genaue Injektionspräparate. Ein Bild von den „Corpora cavernosa“ finde ich dann bei LEREBOULLET (Lit. 22); es zeigt genau dieselben Verhältnisse, wie ich sie von den Lymphbildungsräumen der Ente her kenne, doch ist der Lymphraum auf der Abbildung ganz von Blut erfüllt gezeichnet, was wohl eine unbewußte Anlehnung an das Bild, das dem Zeichner von den „Corpora cavernosa“ der Säuger her im Kopfe war, ist, denn nach der klaren Darstellung von BARKOW ist die Abbildung falsch. Ob der Raum, welcher beim Hahn die gefäßreichen Körper umgibt, noch als Lymphbildungsraum funktioniert, kann ich nicht angeben. Bei einem Kapaun fand BARKOW die gefäßreichen Körper viel schwächer als beim Hahn ausgebildet und bei einem jungen Hahn fehlten sie ganz. Bei Podiceps subcristatus fand BARKOW das den gefäßreichen Körpern des Enterichs entsprechende Gefäßnetz von einem Zweige der A. epigastrica gebildet, der sich in mehrere untereinander verbundene Zweiglein

teilt. Dagegen bildete wieder die A. pudenda bei Falco apivorus das entsprechende Gefäßnetz, das dort nur schwach zur Ausbildung gelangt. Barkows Untersuchungen erstreckten sich nur auf eine geringe Anzahl von Arten, wie sie ihm gerade zugänglich waren. Es ist anzunehmen, daß eine systematische Untersuchung auch bei anderen Formen Bildungen zutage fördern wird, welche den gefäßreichen Körpern der Hausente an die Seite zu stellen sind. Aber auch schon die angegebenen Befunde bestärken die auch von der Ontogenie gestützte Vermutung, daß unter den Vorfahren der heute lebenden Vögel das Vorkommen eines Begattungsorgans verbreiteter war als es jetzt der Fall ist.

Bei den Straußen, die ja meist einen gut entwickelten Penis haben, hat noch niemand ähnliche Gefäßnetze beschrieben. J. Müller sagt freilich bei der Beschreibung der Rute von Struthio: „Das kavernöse Gewebe, welches auf der oberen Fläche der Rute die Furche derselben auskleidet, geht als zwei Stränge von netzförmiger spongiöser Substanz neben der Kloake innerhalb des Sphinkters fort nach vorwärts, in dem mir vorliegenden Präparate über $2^1/_2$ Zoll weit hin, vielleicht noch weiter, denn hier war das spongiöse Gewebe an dem Präparate abgeschnitten“ (Lit. 27, p. 147). Für Rhea gibt Joh. Müller an (l. c. p. 150), daß das kavernöse Gewebe, welches die Rinne auskleidet, schon zu den Seiten der Kloake beginnt, ohne von fibrösen Häuten und mehr als verdichtetem Zellgewebe eingeschlossen zu sein. Der Lage nach könnte es sich in beiden Fällen um eine den Lymphbildungsräumen vergleichbare Bildung handeln.

Wie steht es nun mit dem Vorkommen von Lymphschwellgewebe außerhalb der Klasse der Vögel? Da müssen uns vor allem die Reptilien interessieren; obwohl die Untersuchungen über die Erektion bei ihnen spärlich und lückenhaft sind, will ich doch über das, was ich gefunden habe, kurz berichten. Lereboullet (Lit. 22, p. 142) hat in der Rutenhaut der Eidechse nichts gefunden, was man als wirklich erektiles Gewebe ansprechen könnte. Dabei muß man berücksichtigen, daß Lereboullet unter erektilem Gewebe nur das uns von den Säugern her bekannte Blutschwellgewebe versteht, wo nach dem Übergange aus den Arterien in die Venen durch ein Kapillarnetz weite Höhlen in das Venensystem eingeschaltet sind, durch deren Füllung mit Blut das Gewebe geschwellt wird (nach v. Frey, Lit. 9, p. 3). Trotzdem ist aber der paarige Eidechsenpenis, wie ich mich selbst überzeugt habe, einer bedeutenden Schwellung fähig. Da kommt mir eine

Angabe Leydigs (Lit 23, p. 145) zu Hilfe. Nachdem dieser Forscher eine wenig eingehende Beschreibung von „Blutschwellräumen“ bei Lacerta gegeben hat, fährt er fort: „Endlich gibt es noch ein System von Hohlräumen, von welchen mir nicht klar wurde, ob sie sich ebenfalls mit Blut füllen können, oder nur zur Aufnahme lymphatischer Flüssigkeit bestimmt sind, was mir wahrscheinlicher ist, da ich niemals Blut in ihnen angetroffen. Die Hohlräume sind um vieles größer als die Lakunen fürs Blut und erscheinen durchsetzt von weichen bindegewebigen Balken; auf Querschnitten erscheinen sie immer leer.“ Vielleicht handelt es sich hier um ein ähnlich gebautes erektiles Gewebe, wie ich es für die Hausente beschrieben habe. Bei den Schildkröten habe ich auch einiges gefunden, das zu denken gibt. Bauhoff (erwähnt bei Gerhardt, Lit. 17, p. 326) beschreibt eine Begattung von Testudo graeca. Der erigierte Penis erreichte dabei die Länge und Dicke eines Beines, seine Farbe war grau. Diese letzte Angabe spricht jedenfalls dafür, daß man vielleicht auch hier an eine Erektion durch abgeschiedene Lymphe zu denken hat.

Endlich will ich noch einige Angaben über den Schwellapparat in den Begattungsorganen der Monotremen beifügen. Die Kostbarkeit des Materials bringt es mit sich, daß hier verhältnismäßig wenige Untersuchungen angestellt werden und deshalb noch keineswegs eindeutige Klarheit in den Ergebnissen herrscht. Disselhorst (Lit. 5, p. 130) hat folgendes gefunden. Bei einer jungen Echidna wies die Glans ein Balkenwerk auf, in dem keine Blutkörperchen zu finden waren. Blutgefäße waren in diesem Teil der Rute nur schwer nachzuweisen. Dagegen fand sich in dem weiter oral gelegenen Teil des Penis ein starkes paariges Corpus cavernosum, in dessen Balkenwerk Mengen von Blutkörperchen lagen. Haben wir hier es etwa mit einem gemischten Schwellkörpersystem zu tun, bei dem Lymphschwellgewebe und Blutschwellgewebe gleichzeitig die Erektion bewirken? Das wäre ein sehr wichtiger Fall, und es lohnte sich wohl, daß eine neue Untersuchung hierüber Klarheit zu schaffen suchte. Bei Ornithorhynchus fand Disselhorst Blutschwellgewebe in der Glans wie im übrigen Penis. Disselhorst selbst führt den angegebenen Befund in der Glans von Echidna auf die Geschlechtsunreife des untersuchten Tieres zurück. Bei den Säugern ist mir kein Fall bekannt geworden, in dem sich neben dem Blutschwellgewebe noch ein anderes erektiles Gewebe in den Begattungsorganen findet. Es wird neuen Forschungen vorbehalten sein, festzustellen, wie weit das Lymph-

schwellgewebe in der Reihe der Wirbeltiere nach unten und nach oben reicht. Für die genaue Kenntnis vom Aufbau der Begattungsorgane bei den Wirbeltieren und für ihre vergleichend-anatomische Wertung werden solche Forschungen unerläßlich sein.

Dem Leser wird es aufgefallen sein, daß sich in meiner Arbeit keine von den morphologischen Bezeichnungen findet, mit denen die vergleichende Anatomie nach dem Vorgange von Boas und Gerhardt die einzelnen Teile des Begattungsorgans benennt. Ich halte den Begriff des Corpus fibrosum außer bei den Säugern noch nicht für so gut bestimmt, daß ich mich hätte entschließen können, ihn für einen Teil des von mir beschriebenen Organs anzuwenden. Es erschien mir vor allem bedenklich, einem Körper, der einmal (bei den Säugern) erektil ist und dann (bei den Vögeln) wieder nicht schwellungsfähig sein soll, den gleichen Namen zu geben. Ferner mußte ich es ablehnen, den Begriff „corpus spongiosum" in meiner Arbeit einzuführen. Mit diesem Begriff wird ein bei den Säugern wohlumgrenztes Geblide, das Corpus cavernosum urethrae, bezeichnet; es mangelt uns aber jeder Anhalt dafür, ob wir in anderen Wirbeltiergruppen eine ihr homologe Bildung antreffen. Deshalb habe ich mich entschlossen, vollkommen neutrale Ausdrücke für alle Teile des Begattungsgliedes der Ente zu gebrauchen, und überlasse es vergleichend-anatomischen Untersuchungen, festzustellen, welche morphologische Bedentung den einzelnen von mir beschriebenen Gebilden zukommt, denn es lag mir fern, durch voreilige Schlüsse das Bild von den Begattungsorganen der Vögel noch undeutlicher zu gestalten, als es nach meiner Ansicht heute schon ist. Hoffentlich wird man aus meinen Ausführungen den Schluß ziehen, daß wir erst beginnen, den richtigen Aufbau des Vogelpenis kennen zu lernen und daß noch manche eingehende Studien dazu gehören werden, um seinen Eigentümlichkeiten gerecht zu werden. Auf diesem Wege sollte diese Arbeit einen bescheidenen Beitrag bilden.

Am Schlusse fasse ich das, was ich im Laufe meiner Untersuchungen über den Bau des männlichen Begattungsgliedes der Hausente als richtig bestätigen konnte und was ich neu gefunden habe, in folgenden Leitsätzen zusammen.

1. Das Begattungsglied besteht aus einem spiralig gewundenen, einheitlichen Körper.

2. Es baut sich auf aus dem paarigen Lymphbildungsraum mit den gefäßreichen Körpern an seiner Basis, darüber folgt der unpaare freie Körper des Penis mit dem Drüsen-

schlauch in seinem Innern. Als Stütze dient für den basalen Teil des Gliedes der faserige Körper, an den sich der elastische Körper anschließt, der in der Wand des drüsigen Blindschlauches bis zur Spitze des Gliedes zieht.

3. Die Schwellung des Gliedes erfolgt durch Lymphe, welche in den Lymphbildungsräumen von den gefäßreichen Körpern abgeschieden wird.

4. Der Samen wird aus dem Urodaeum unmittelbar auf die äußere Samenrinne des Gliedes geleitet, welche sich während der Erektion zu einer Samenröhre schließt.

5. Von den zwei Paar Muskeln des Begattungsorgans steht das vordere in Verbindung mit dem Beckenskelett, das hintere mit der Haut.

6. Die Oberfläche des Gliedes ist drüsenfrei.

7. Nervenendapparate in Gestalt von Tastkörperchen fehlen dem Begattungsorgan.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, Herrn Professor Meisenheimer für die vielfache Anregung und Unterstützung, die ich von ihm bei dieser Arbeit erhalten habe, bestens zu danken. Auch Herrn Dr. Stübel, dessen Hilfe ich bei dem physiologischen Reizversuch in Anspruch nehmen durfte, bin ich zu großem Dank verpflichtet.

Literaturverzeichnis.

1a) Barkow, H., Anatomisch-physiologische Untersuchungen, vorzüglich über das Schlagadersystem der Vögel. In Meckels Archiv für Anatomie und Physiologie. 1829.

1b) Ders., Anatomisch-physiologische Untersuchungen. II. Abschnitt. In Meckels Archiv für Anatomie und Physiologie. 1830.

2) Barkow, Disquisitiones recentiores de arteriis mammalium et avium. In Nov. Act. Ac. Caes. Leop. Carol., XX, 2. 1844.

3) Boas, Zur Morphologie der Begattungsorgane der amnioten Wirbeltiere. In Morph. Jahrbuch, Bd. XVII, 1891.

4) Disselhorst, R., Die accessorischen Geschlechtsdrüsen der Wirbeltiere. Wiesbaden 1897.

5) Ders., Die männlichen Geschlechtsorgane der Monotremen und einiger Marsupialien. In Semon: Zoologische Forschungsreisen in Australien, Bd. III, ii, 2, Lieferung 1. (Denkschr. med.-naturw. Ges. Jena, Vol. VI, Teil 2.) Jena 1904.

6) Ders., Ausführapparat und Anhangsdrüsen der männlichen Geschlechtsorgane. In Oppel: Lehrbuch der vergl. mikr. Anatomie der Wirbeltiere.

7) Eckhard, C., Über die Erektion der Vögel. In „Beiträge zur Anatomie u. Physiologie“ von C. Eckhard, Bd. VII, Gießen 1876.

8) Fleischmann, A., Morphologische Studien über Kloake und Phallus der Amnioten.

   a) Dr. Unterhössel, Paul, Die Eidechsen und Schlangen.
   b) Hellmuth, Karl, Die Schildkröten und Krokodile.
   c) Dr. Pomayer, Karl, Die Vögel.
   d) Fleischmann, Die Säugetiere. — Die Stilistik des Urodaeum und des Phallus bei den Amnioten. In Morph. Jahrbuch, Bd. XXX, 1902.
   e) Ders., Das allgemeine Resultat meiner Phallusstudien, Sitzungsbericht der physik.-med. Sozietät in Erlangen. Bd. XXXVIII, 1906.

9) v. Frey, M., Über die Einschaltung der Schwellkörper in das Gefäßsystem. In Arch. Anat. Physiol., Anat. Abt., 1880.

10) Gadow, H., Zur vergleichenden Anatomie der Muskulatur des Beckens und der hinteren Gliedmaße der Ratiten. Jena 1880.

11) Gadow, H. u. Selenka, E., Die Vögel. In Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreiches. Leipzig 1891.

12) Geoffroy-St. Hilaire, Philosophie anatomique. Paris 1822.

13) Gerhardt, U., Über die Begattung der Zahnschnäbler. Zool. Garten, 45. Jahrg., 1904.

14) Ders., Morphologische und biologische Studien über die Copulationsorgane der Säugetiere. Jenaische Zeitschrift für Naturw., Bd. XXXIX, 1905.

15) Gerhard, Zur Morphologie des Copulationsorgans der Ratiten. Verh. Deutsch. zool. Gesellschaft 1907.

16) Ders., Über das Copulationsorgan von Crax und Tinamus. Zool. Anzeiger, Bd. XXXII, 1908.

17) Ders., Der gegenwärtige Stand der Kenntnisse von den Copulationsorganen der Wirbeltiere, insbesondere der Amnioten. Ergebnisse und Fortschritte der Zoologie, Bd. I, 1909.

18) Hahn, E., Commentatio de arteriis anatis. Hannoverae 1830.

19) Home, E., Lectures on comparative Anatomy. London 1814.

20) Jung, R. A., Descriptio plexuum abdominalium nervosorum in corvo cornice. Gryphiae 1858.

21) Legros, Mémoire sur l'anatomie et la physiologie dans les organs génitaux des mammifères, des oiseaux et de quelques autres vertébrés. In Robin: Journal de l'anatomie et de la physiologie etc. 1868.

22) Lereboullet, Recherches sur l'anatomie des organs génitaux des animaux vertébrés. Nov. Act. Ac. Caes. Leop. Carol., Bd. XV, Abt. I, 1851.

23) Leydig, F., Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier. Tübingen 1872.

24) Magnus, H., Physiologisch-anatomische Studien über die Brust- und Bauchmuskeln der Vögel. In „Archiv für Anatomie, Physiologie und wissenschaftliche Medizin", Jahrg. 1869, Leipzig.

25) Marbach, W., De nervis spinalibus avium nonnullarum. Breslau 1840.

26) Mojsisovics, A., Leitfaden bei zoologisch-zootomischen Präparierübungen. Leipzig 1879.

27) Müller, Joh., Über zwei verschiedene Typen im Bau der erektilen männlichen Geschlechtsorgane bei den straußartigen Vögeln und über die Entwicklungsformen dieser Organe unter den Wirbeltieren überhaupt. Abhandlungen der Kgl. Akad. der Wiss. zu Berlin, aus dem Jahre 1836. Berlin 1838.

28) Müller, R., Über den Tannenbergschen Körper. In: Archiv für die gesamte Physiologie, Bd. CXXII, Bonn 1908.

29) Neugebauer, L. A., Systema venosum avium. Nov. Act. Ac. Caes. Leop. Carol., Bd. XIII, 1845.

30) Oudemans, J. Th., Die accessorischen Geschlechtsdrüsen der Säugetiere. Haarlem 1892.

31) Panizza, Osservazioni antropo-zootomico-fisiologiche. Paris 1830.

32) Spangenberg, G., Disquisitio inauguralis anatomica circa partes genitales foemineas avium. Göttingen 1813.

33) Stöhr, Th., Lehrbuch der Histologie und der mikr. Anatomie des Menschen. 13. Auflage, Jena 1909.

34) Tannenberg, Abhandlung über die männlichen Zeugungsteile der Vögel. Göttingen 1810.

35) Trawinski, A., Zur Anatomie und Histologie der männlichen Begattungsorgane der Vögel. Anzeiger der Akademie der Wissenschaften in Krakau. Math.-naturw. Klasse. Reihe B: Biologische Wissenschaften. Krakau 1911.

36) Ders., Weitere Beiträge zur Anatomie und Histologie der männlichen Begattungsorgane der Vögel. Ebenda, Krakau 1912.

37) Wenckebach, K. F., De ontwikkeling en de bouw der Bursa Fabricii. Leiden 1888.

Erklärung der Abbildungen.

Gemeinsame Bezeichnungen der Figuren auf Taf. XIV.

A. pud. int.	Arteria pudenda interna.
coprod	Coprodaeum.
Darm	der Enddarm.
div	Divertikel des Proctodaeums, der in die Bursa Fabricii führt.
dr	Drüsentaschen an der Peniswurzel.
D_1, D_2	Äußere Wand des drüsigen Blindschlauches.
Dr	Eigentliche Wand des Drüsenschlauches.
fasr. K.	Der faserige Körper.
gef. K.	Der gefäßreiche Körper.
gl. ur.	glandula uropygii.
ischium	O. ischii.
Lymphb. r.	Der Lymphbildungsraum.
M	Mündung des Drüsenschlauches.
M. cd. il. fem.	M. caud-ilio-femoralis (pars caudi-femoralis).
M. cd. il. flex.	M. caud-ilio-flexorius.
M. depr. cocc.	M. depressor coccygis.
M. il. cocc.	M. ilio-cocygeus.
M. lev. cocc.	M. levator coccygis.
M. pub. cocc. ext.	M. pubococcygeus externus.
M. pub. cocc. int.	M. pubococcygeus internus.
M. r. p. a.	M. retractor penis anterior.
M. r. p. p.	M. retractor penis posterior.
M. sph. cl.	M. sphincter cloacalis.
M. tr. cl.	M. transversus cloacalis.
mes. rect.	Das Mesorektum.
Nn. erig.	Nn. erigentes.
penis	Der eingestülpte Penisteil.
proctod	Das Proctodaeum.
pubis	O. pubis.
S	Die schlitzförmige Verbindung von Urodaeum und Proctodaeum.
Sr	Die äußere Samenrinne des Gliedes.
U	Höhe, in der sich die Basalwülste des Penis zu einem einheitlichen Körper vereinigen.
Ur	Ureter.
urod	Das Urodaeum.
V. def.	Das Vas deferens.
Wl	Der linke Basalwulst des Gliedes oder Hauptwulst.
Wr	Der rechte Basalwulst des Gliedes oder Rinnenwulst.

Fig. 1—6 zeigen die Präparation des hinteren Körperendes von einem Enterich mit künstlich durch Injektion erigiertem Penis. Von demselben Präparat stammt Textfig. 1.

Fig. 1. Hinteres Körperende von der Seite gesehen nach Fortnahme des größten Teiles der Haut.

Fig. 2. Dasselbe; es sind der M. transversus cloacalis und die dem Beschauer zugewandte Hälfte des M. sphincter cloacalis abgetragen.

Fig. 3. Dasselbe; weiter sind abpräpariert die Mm. pubococcygei und der M. caud-ilio-femoralis bis auf geringe Reste, der linke Lymphbildungsraum ist eröffnet worden.

Fig. 4. Teil des vorigen Bildes; der linke Lymphbildungsraum ist ganz eröffnet worden und die Injektionsmasse aus ihm entfernt, außerdem ist von dem distalen Abschnitt des Gliedes ein Stück angeschnitten worden, um dessen Zusammenhang mit dem Lymphbildungsraum auf dieser Seite an der Hand der A. pudenda interna (dem einzigen hier gezeichneten Gefäß) zeigen zu können.

Fig. 5. Dasselbe Präparat, ventral von hinten gesehen. Das Proctodaeum ist in der Mittellinie aufgeschnitten worden und seine Wände zu beiden Seiten auseinandergeschlagen, um den Ursprung des Begattungsgliedes zu zeigen. Das Proctodaeum erscheint nach vorn übergeklappt.

Fig. 6. Dasselbe Präparat, ventral von vorn gesehen nach Eröffnung der Bauchhöhle und Abtragung der ventralen Bauchmuskulatur. Die Kloake ist hier nach hinten übergeklappt worden. Der M. Sphincter cloacalis ist in der Mittellinie aufgeschnitten worden, außerdem ist links ein Viertel von ihm abpräpariert, um den linken Lymphbildungsraum freizulegen. Dieser erscheint ganz eröffnet, ferner ist der darüber folgende Penisabschnitt ein Stück weit eröffnet, um den Ansatz des Blindschlauches und den Verlauf des faserigen Körpers zu zeigen. Die Wand des Penis ist nicht nur angeschnitten, sondern es ist auch ein Teil von ihr und dem darunter folgenden Trabekelwerk abgenommen worden. Weiter distal ist die Wand des Penis, ferner der Blindschlauch mit seinen zwei Wänden aufgeschnitten, so daß man bis in das Lumen des Drüsenschlauches sehen kann. Der Darm ist in der Gegend der Kloake längs der Mittellinie aufgeschnitten worden.

Fig. 7. Proctodaeum mit dem Teil des Gliedes, der in der Ruhelage in der Kloake sichtbar ist. Die Präparation entspricht der auf Fig. 5.

Fig. 8. Hinteres Körperende eines Enterichs von der Ventralseite nach Eröffnung der Bauchhöhle. Der Penis befindet sich hier in Ruhelage. Rot sind die Arterien und tiefschwarz die Venen eingetragen. Die Gefäße sind noch einmal besonders auf der folgenden Textfig. 19 eingetragen.

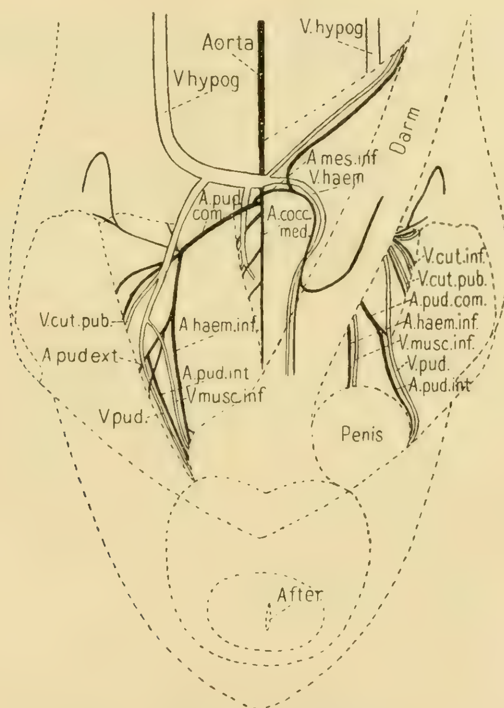
Sämtliche Figuren haben natürliche Größe.

Gemeinsame Bezeichnungen der Figuren auf Taf. XV.

art	Arterie.
c	Str. corneum.
cap	Capillare.
coll	collagenes Bindegewebe.
dr. ep.	Drüsenepithel.
elast.	Die Elastika der Drüse.

elast. F. elastische Fasern.
end. Das Lymphendothel.
g Str. germinativum.
leuk Leukocytenanhäufung.
leuk' follikuläre Leukocytenansammlung.
m Glatte Muskelfasern.
nerv Nervenfaser.
secr Sekretkörper.

Sämtliche Abbildungen entstammen Querschnitten durch denselben erigierten Penis, dessen Bild die Textfig. 2 zeigt.



Textfig. 19. Die Gefäßverteilung in der Abbildung Taf. XIV, Fig. 8. Die Bezeichnungen gehen aus dem Text hervor.

Fig. 1. Schnitt durch die Wand des Penis. Eisenhämatoxylin nach Heidenhain-van Gieson. 330 : 1.

Fig. 2. Schnitt durch einen Horngrat der Haut mit darunterliegender Coriumpapille. Eisenhämatoxylin nach Heidenhain-van Gieson. 330 : 1.

Fig. 3. Schnitt durch die Wand des Penis, die nach dem Innern zu. in einen Trabekel übergeht. Kresofuchsin, Pikrokarmin, Orange-G. 140 : 1.

Fig. 4. Schnitt durch einen Teil der Wand des noch eingestülpten Penisteils. Hämatoxylin Delafield, Eosin. 116 : 1.

Fig. 5. Schnitt durch die Wand des Penis in der Gegend der Samenrinne nahe der Spitze des Organs. Hamatoxylin Delafield, Eosin. 186 : 1.

Fig. 6. Schnitt durch die Wand des Gliedes und einen Trabekel mit follikulärer Leukocytenansammlung. Hämatoxylin Delafield, Eosin. 186 : 1.

Fig. 7. Schnitt durch die Drüse mit ihrer elastischen Wand. Das Drüsenepithel ist schematisiert. Kresofuchsin, Pikrokarmin. 42:1.

Fig. 8. Ein Drüsentubulus, stark vergrößert. Hämatoxylin Delafield, Eosin. 790 : 1.

Fig. 9. Schnitt durch den elastischen Körper. Kresofuchsin, Lithionkarmin, Orange-G. 540 : 1.

Fig. 10. Dasselbe. Eisenhämatoxylin nach Heidenhain-van Gieson. 540 : 1.

Fig. 11. Schnitt durch den faserigen Körper. Hämatoxylin Delafield, Eosin. 540 : 1.

Fig. 12. Schnitt durch den gefäßreichen Körper. Tiefschwarz sind die elastischen Fasern eingezeichnet. Die Kapillaren sind der Deutlichkeit halber übertrieben hervorgehoben. Kresofuchsin, Lithionkarmin, Orange-G. 80 : 1.

Zwei vorläufige Mitteilungen über die Anatomie der Kaumuskeln der Krokodile.

Von

Dr. W. Lubosch,

a. o. Prof. der Anatomie und Prosektor am anthropot. Institut der Universität Würzburg.

Mit Tafel XVI.

(Aus dem anatomischen Institut der Universität Würzburg.)

Aus meinen in der letzten Zeit angestellten Beobachtungen über die Kaumuskulatur der Emammalia möchte ich zwei Tatsachen zur vorläufigen Mitteilung bringen. Wer den Umfang der Aufgabe kennt, wird begreifen, daß der definitive Abschluß solcher Untersuchung schwierig zu erreichen ist. Um so mehr ist es gerechtfertigt, zwei Tatsachen herauszuheben und vorläufig bekannt zu geben, die ganz allgemein unsere Kenntnisse erweitern und unsere Beurteilung beeinflussen werden.

1. Der Meckelsche Knorpel des Krokodils und sein Muskel.

Gaupp hat vor kurzem bei der Erörterung der Zusammensetzung des Unterkiefers (1911, p. 452; 1913, p. 95) über die etwaige Existenz des Meckelschen Knorpels beim Krokodil sich folgendermaßen (1911) geäußert: Das vordere Ende des Articulare „macht auch bei erwachsenen Schädeln durchaus den Eindruck, daß sich hier noch unverknöcherter Knorpel anschloß. Die Persistenz des Meckelschen Knorpels kann auch erschlossen werden aus dem Vorhandensein eines langen, engen Kanales zwischen Dentale und Operculare.“ . . . Bender (1906, p. 407) läßt bei

einem jungen Alligator, dessen Schädel 18 cm lang war, die Chorda tympani an der Innenseite des MECKELschen Knorpels nach vorn ziehen. Bei zwei Schädeln erwachsener Krokodile[1]) und einem Schädel eines erwachsenen Alligator lucius (von mir bei der Firma Scholtze & Poetzsche in Berlin erworben) zeigte sich nun in der Tat die Existenz dieses primordialen Skelettteiles. Der Knorpel liegt als ein dicker runder, von einem Perichondrium eingeschlossener Stab im Canalis primordialis. Hinten geht er unmittelbar in das Articulare über und lagert sich dann in den Boden des weiten Abschnittes des Canalis primordialis. Er liegt hier dem Angulare, später dem Dentale auf und zieht schließlich zwischen Dentale und Operculare bis zur Symphyse hin.

Daß nun in den Canalis primordialis der Reptilien ein Teil der Kaumuskeln eine Strecke weit eindringt, gibt GAUPP (1911, p. 447) von den Sauriern an. Indes ist weder bekannt, welche Komponente der Kaumuskeln es ist, die dort eindringt, noch wie sie sich darin verhält. Der von BRADLEY (1906) benutzte und von GAUPP acceptierte Name eines „Capitimandibularis", für den Komplex der vom Schädel zum Unterkiefer ziehenden Muskeln, ist zu umfassend und verzichtet auf eine, allerdings erst auf Grund der Innervation mögliche, Gliederung. Was die Saurier anlangt, so handelt es sich nach meinen Untersuchungen an Varanus varius und Chamaleon zwar um das gleiche Glied der Kaumuskulatur, wie beim Krokodil, jedoch mit dem Unterschied, daß, was dort bei Sauriern nur eben angedeutet ist, hier beim Krokodil in auffälliger Entfaltung besteht.

Die Kaumuskeln des Krokodils zeigen drei durch besondere Äste innervierte Komponenten, die bis zur Begründung anderer Termini vorab noch als Masseter, Temporalis und Pterygoideus bezeichnet werden sollen. Der Pterygoideus zerfällt seiner Innervation nach wiederum in zwei Komplexe, den Pterygoideus anterior und den Pterygoideus posterior, worin Überein-

1) Die Art ließ sich bei keinem der beiden zur Präparation benutzten Köpfe genauer feststellen. Der eine Kopf gehörte zu einem nahezu 1 m langen Tier, das mir von Händlern zum Kauf angeboten und auf meine Bitte von Herrn Prof. Dr. SCHULTZE für das hiesige Institut erworben worden war. Der andere, als „Kopf vom Krokodil" bezeichnet und bereits präparatorisch verwendet, wurde mir von Herrn Geh.-Rat Prof. Dr. BOVERI zur Präparation überlassen. Beiden Herren sei für die Förderung meiner Untersuchung herzlich gedankt.

stimmung mit den Verhältnissen der Urodelen besteht (Lubosch, 1913). Sehen wir vom Masseter und Pterygoideus anterior ab, so inseriert der sehr schwache, zweischichtige Temporalis mit einer kräftigen kurzen Sehne am Complementare. Ein Teil der Fasern endet an einer knorpelharten Zwischensehne. Von dieser Zwischensehne entspringen nun die fraglichen Muskelportionen, welche ihrerseits zum Pterygoideus posterior gehören. Dieser letztere Muskel ist der gewaltigste Kaumuskel des Krokodils. Er besteht aus vier, durch besondere Äste des N. pterygoideus posterior innervierte Portionen, welche erstens vom Paraquadratum und Quadratum (pars quadrato-articularis), zweitens vom Palatinum (pars palato-mandibularis), drittens und viertens aber vom Pterygoid (pars pterygo-mandibularis externa und interna) entspringen. Ihre Insertion nimmt die erste Portion am Articulare, Angulare und Dentale, die drei anderen einwärts innen am Angulare. Es handelt sich trotz der enormen Ausbildung doch um die gleiche Muskulatur, die sich bei den Urodelen, besonders bei Menobranchus und Cryptobranchus (Lubosch, 1913) um das Foramen prooticum herum angeordnet findet. Die dort nicht von einander gesonderten Bezirke dieser Muskulatur sind hier sehr stark und gleichzeitig viel selbständiger geworden; die bei den genannten Urodelen als den einzigen bei Amphibien existierenden, und zwar ganz unbedeutenden Ursprünge vom Os pterygoides sind hier beim Krokodil sehr mächtig entwickelt. Sie sind es, auf welche man bei der Präparation von der Schleimhautseite zuerst gelangt; erst dann gelangt man auf die von ihnen bedeckte Endsehne des (für den Zweck dieser Mitteilung außer Acht gelassenen) Pterygoideus anterior, der bei den Urodelen am Goniale inseriert. Es ist übrigens nicht unmöglich, daß beim Krokodil zwischen der schwachen Ausbildung des Pterygoideus anterior und dem Mangel (Gaupp) des Goniale irgend ein Zusammenhang besteht.

Die ursprünglichste und konservative Portion des ganzen Pterygoideus posterior-Complexes ist diejenige, welche zum Articulare zieht. Bei Siredon (Lubosch, l. c.) repräsentiert sie allein den ganzen Muskel und bildet zugleich den einzigen ventral innervierten Kaumuskel dieses Tieres. Hier beim Krokodil ist diese Portion, wie bei Reptilien scheinbar ganz allgemein, innig mit dem Masseter verwachsen, derart, daß die vom Quadratum entspringende Gesamtmasse zweifach innerviert wird. Dieser Portion gehört nun auch der Muskel zu, welcher in den Canalis

primordialis hineinzieht. Seine Fasern entspringen unmittelbar im Anschluß an die sich zum Articulare begebenden Massen. Es findet ein kontinuierlicher Übertritt auf den MECKELschen Knorpel statt. Der Ursprung aber gelangt vom Quadratum an die oben erwähnte Zwischensehne des Temporalis. Von dieser aus entfalten sich zwei Muskelplatten (s. Taf. XVI, Fig. 1), jede von etwa dreieckiger Form. Die eine schleimhautwärts gelegene zieht zum MECKELschen Knorpel. Teilen wir dessen Gesamtlänge in vier Teile, so werden nahezu die beiden mittleren Viertel seiner Länge von dem Muskel besetzt, was ungefähr zusammenfällt mit der Ausdehnung des hinteren, geräumigen Teiles des Primordialkanales. Vorn, wo Dentale und Operculare den Knorpel fest einschließen, fehlt der Muskel. Die zweite von der Zwischensehne entspringende Schicht dieses Muskels liegt lateral und inseriert nach außen vom MECKELschen Knorpel am Dentale. Zwischen beiden Portionen liegt, d. h. nach außen von dem Muskel des Knorpels, der N. mandibularis.

Als ein besonderer Glücksfall muß es bezeichnet werden, daß bei der Abtragung der Knochen an der Innenseite des Unterkiefers (in der Skizze ist die Abtragungslinie durch gestrichelte Linien angegeben), die nach und nach den unerwarteten Befund herbeiführte, die Nerven jener Muskeln erhalten geblieben waren. Nur dadurch ist es möglich, dem Einwand zu begegnen, daß es sich um „Temporalis“fasern oder sonst nicht sicher charakterisierbare Portionen des Capitimantibularis handele. Diese Nerven entstehen nämlich aus demjenigen Gebiet des Stammes, welcher auch den N. pterygoideus liefert. Das zweite Stämmchen, welches die erwähnten Nerven bildet, tritt von der medialen ventralen Seite des N. mandibularis ab, bevor er sich in den Canalis primordialis (ventralen) begibt. Innerhalb des Stammes erwies sich die Verfolgung der Fasern centripetalwärts leider als unmöglich. Das Stämmchen teilte sich in zwei Äste, von denen eines zu dem ans Dentale tretenden Teil des Muskels ging, ein anderes unter erneuter Gabelung zu dem am MECKELschen Knorpel inserierenden Teil. Die Lage des Stämmchens zum Hauptast entspricht ziemlich genau derjenigen, welche ein ähnliches den sog. „Masseter minor“ (GAUPP [96, 97]) beim Frosch innervierendes zeigt.

Der Besitz dieser Nerven zeichnet nun die Kaumuskulatur des Krokodils nicht minder aus, wie die Mächtigkeit der intramandibularen Portion des Muskels. Auch bei Varanus gehört der in den Kanal eintretende Muskel, wie sich feststellen läßt,

dem vom Quadratum entspringenden Teil des Pterygoideus posterior (pars articularis) an. Er wird aber nicht besonders innerviert, erhebt sich also nicht zum Range einer selbständigen Portion. Ebenso liegen die Dinge beim Chamaeleon. Hier durchsetzt die Chorda tympani, wie auch beim Krokodil, den Muskel, um zum N. mandibularis zu gelangen. Scheint sich nun hierin ein Unterschied zwischen Krokodilen und Lacertiliern zu ergeben, so ist dieses doch eben nur scheinbar; denn in Wirklichkeit liegen die Dinge viel komplizierter. Und zwar deswegen, weil sich zeigen läßt, daß bei den Lacertiliern zum Pterygoideus posterior auch diejenigen Komponenten gehören, welche Bradley als „Pterygoideus“ und „tiefen, kranialen Kopf“ des Capitimandibularis beschreibt. Es würde hier nicht möglich sein, in Kürze das auseinanderzusetzen. Es genügt aber, zu betonen, daß ventral innervierte, dem hinteren Pterygoideus angehörigen Elemente auch bei den Lacertilien weit oralwärts vom Kiefergelenk vorhanden sind. Bei Cheloniern ist nichts davon vorhanden. Über Ophidier und Vögel besitze ich noch kein definitives Urteil.

Beschränke ich mich auf die Erörterung des Befundes beim Krokodil, so wäre von seiner funktionellen und genetischen Bedeutung zu reden. Gaupp ist durch Hinweis (1911, p. 446, 1913, p. 91) auf eine ältere Abhandlung von Conybear und Buckland dazu gelangt, zu sagen: „also selbst bei den Krokodilen dürfte man sich danach den Unterkiefer in vivo nicht als in sich ganz starr vorstellen“. Ich halte es nach meinem Befunde für absolut gewiß, daß das Krokodil den Meckelschen Knorpel und das Dentale, letzteres nur schwach, ersteren aber sehr intensiv, und zwar intensiver als die Lacertilier zu bewegen vermag. Der fragliche Muskel ist nicht nur, wie bei Urodelen, ein Levator, sondern geradezu ein Curvator cartilaginis Meckelii. Ich möchte auf die Konsequenzen, die man hieraus ziehen kann, vorab nicht eingehen, da sie weit hineinführen in die Frage der Zerlegung des primären Unterkiefers; ebensowenig auf den Bau der für solche Zerlegung etwa vorauszusetzenden Junkturen. Hingegen möchte ich die genetische Seite der Frage kurz streifen. Es scheint mir hierin das eine sicher zu sein, daß dieser Zustand der Kaumuskulatur nicht entstanden sein kann an einem Unterkiefer welcher wie der der Krokodile mit Deckknochen aufs Mächtigste bewehrt ist. Aus der vergleichenden Anatomie der Kaumuskeln ist ein Zustand bekannt, welcher mit dem soeben

beschriebenen verglichen werden könnte. Er findet sich bei Ganoiden und Dipnoern (ALLIS und LUTHER). Die Ähnlichkeit besteht darin, das auch dort (bei Amia [ALLIS] und Polypterus [LUTHER]) ein intramandibularer Muskel vorkommt, welcher von einer Zwischensehne entspringt und vorwärts ziehend, teils am MECKELschen Knorpel, teils am Angulare inseriert. Bei Amia ist, genau wie beim Krokodil, der Muskel in zwei Platten gesondert, deren eine zum Knorpel, deren andere zum Angulare tritt. Bei Polypterus (LUTHER) ist nur ein, „offenbar rudimentärer" Muskel vorhanden, welcher „hauptsächlich am MECKELschen Knorpel" inseriert. Der N. mandibularis zieht bei Polypterus lateral von diesem Muskel vorwärts (s. bei LUTHER, Textfig. 11). LUTHER vergleicht die Befunde von Amia und Polypterus und hält den intramandibularen Teil für einen unteren Abschnitt des Adductor mandibulae. Er sei durch die Entstehung einer Zwischensehne im Fleische des Adduktor aus dem Insertionsteil dieses Adduktor hervorgegangen. LUTHER nimmt weiter an, daß dieser intramandibulare Teil bei den Polypteriden rudimentär werde, und zwar unter dem Einfluß des Auswachsens eben der Zwischensehne, welche, verstärkt durch die Entfaltung eines weiter vorn entspringenden Bestandteiles der Kaumuskeln, schließlich die alleinige Insertion bilde und die intramandibularen Fasern damit ausschalte. Ist schon der funktionelle Sinn dieser hypothetischen Gliederungen nicht klar (durch eine Zwischensehne wird ein unterer Abschnitt abgegliedert — die Zwischensehne wird alleinige und Hauptsehne, wobei der neugebildete Abschnitt wieder zugrunde geht), so ist die Ableitung auch anatomisch unsicher, da die Innervation jener intramandibularen Portion unbekannt geblieben ist. Mag sie keinen selbständigen Nerven erhalten haben, oder mag die Bestimmung eines solchen unmöglich gewesen sein — auf jeden Fall ist die Zugehörigkeit jenes intramandibularen Muskels ungewiß, und es bedürfte die Kaumuskulatur der Ganoiden und Crossopterygier einer nochmaligen Prüfung, wenn ein Vergleich mit meinen beim Krokodil aufgefundenen Muskelgebilde ermöglicht werden soll. Ich selbst möchte den Weg, auf welchem ein Verständnis der ungemein interessanten Übereinstimmung zwischen Ganoiden und Krokodilen wahrscheinlich erreicht werden wird, noch nicht näher bezeichnen, da eigene Untersuchungen über diese Fragen im Gange sind. Ein Urteil über den morphologischen Wert und die funktionelle Bedeutung dieses beim Krokodil beschriebenen Muskels möge daher vorab unterbleiben.

2. Über die Portio minor des dritten Trigeminusastes beim Krokodil.

Fischer (1852) hat die Existenz einer Portio minor beim Krokodil schon vor langer Zeit festgestellt. Versteht man darunter die Existenz eines einheitlichen, gehirnwärts vom Ganglion Trigemini selbständig darstellbaren Nervenbündels, welches die motorischen Trigeminusäste enthält, so habe ich eine solche Portio minor in der Tat nur beim Krokodil, nicht aber bei Cheloniern und Sauriern gefunden. Dies hindert nicht, daß man auch bei Sauriern den Verlauf der motorischen Äste im Stamm selbst noch gehirnwärts verfolgen kann. Er ist dort in mancher Hinsicht sogar interessanter, als beim Krokodil, doch läßt sich das Wesentliche, auf dessen Mitteilung es mir ankommt, auch bei einer Beschränkung auf den Trigeminus des Krokodils darstellen.

Eine systematische Einteilung der Kaumuskulatur ist gegeben, sobald man feststellen kann, daß die motorischen Äste sich nicht einfach „an die Kaumuskeln" verzweigen, sondern dies nach einem typischen Plane gesetzmäßig tun. Der Vorrang, diesen Plan für die Säugetiere zuerst erkannt zu haben, gebührt Schulman (1906). Durch seine Untersuchung und die Zurückführung der gesamten motorischen Trigeminusäste auf solche, die dorsal und solche, die ventral vom Stamme zu ihrem Endgebiet gelangen, ist unsere Kenntnis vom Wert der einzelnen Komponenten der Kaumuskeln der Säugetiere, begründet worden. Bei Fischen, Amphibien und Sauropsiden standen wir einem Chaos gegenüber, das geordnet werden mußte, wenn wir überhaupt beurteilen lernen wollten, in welcher Weise sich die Muskeln der Säugetiere und der Emammalia entsprechen. Es hat sich nun, und ich habe in Greifswald (13) darauf hingewiesen, gezeigt, daß auch bei Urodelen und Reptilien zwei Kategorien von Kaumuskeln existieren, charakterisiert durch die Lage ihrer motorischen Äste zum Stamm des N. mandibularis. Ein Teil dieser Äste liegt dorsal, ein anderer ventral vom Stamm. Bei den Urodelen sind letztere allein repräsentiert durch einen Ast, welcher meist sogar mit den dorsalen Ästen gemeinsamen Ursprungs ist, sich dann absondert und nach rückwärts gewendet, ventral um den Stamm herumbiegt. Er innerviert den von mir als Pterygoideus posterior bezeichneten Muskel, welcher der Hauptsache nach ein M. quadrato-articularis (Levator cartil. Meck.) ist. Bei den Urodelen liegt vor dem Austritt des Trigeminus aus

dem Schädel die gesamte Masse der motorischen Äste medial (ventral) am Stamm. Das ganze motorische Bündel zieht dann spiralig nach vorn um den Stamm herum. Zwei Äste ziehen (und zwar konstant) nach rückwärts außen (dorsal) über den Stamm zu den Komponenten des Masseter; die anderen zwei bis vier gehen nach vorn und seitlich zum Temporalis, der Rest windet sich rückwärts ventral (medial) um den Stamm zurück zum M. pterygoideus posterior.

Ein selbständiger N. pterygoideus ist, wie ich schon in Greifswald mitgeteilt habe, bei Urodelen nicht, es sei denn bei Cryptobranchus, vorhanden. Erst bei den Reptilien findet man einen solchen (Fischer, Watkinson [1906]). Betrachtet man nun beim Krokodil nur die freien motorischen Äste und ihre Endgebiete, so könnte man dazu gelangen, jede Gesetzmäßigkeit in der Verteilung der Nerven zu leugnen. Zwar trifft man einen starken N. pterygoideus posterior, aber keinen N. pterygoideus anterior; vielmehr überrascht es, einen ventralen Nerven zu finden, der sowohl den M. pterygoideus anterior, wie den M. temporalis versorgt. Verfolgt man aber die Äste zum Stamm, so erklärt sich das Auffällige sehr schnell, indem man feststellen kann, daß zwischen die kompakte Portio minor vor Abgang der motorischen Nerven und die Verteilung der Nerven zu ihren Muskeln eine komplizierte Geflechtbildung eingeschaltet ist.

Beim Krokodil zeigt schon eine schwache Lupenvergrößerung des in Wasser versenkten Nervenpräparates (vgl. Taf. XVI) die Oberfläche des Nerven (d. h. seinen dorsalen Umfang) von zwei Faserzügen gekreuzt. Von hinten zieht ein Bündel nach vorn und senkt sich in einen N. temporalis ein. Von vorn dagegen zieht der N. massetericus (also gerade so wie bei Urodelen) *a* nach hinten zum Masseter. Außerdem existiert der rein ventrale Nerv *e*, die beiden Nervi temporales *b* und *c* und ein Ast *d*, welcher in einem Ast d_1 zum M. temporalis und einen Ast d_2 zum M. pterygoideus anterior zerfällt. An der medialen Seite des Nerven, ehe er in seine Äste zerfällt, liegt die Portio minor in zwei Bündeln (vgl. Fig. 2b). Das eine größere umfaßt die Bündel $a\ b\ c\ d_1\ d_2\ e_2$, das zweite allein das Bündel e_1. Noch am Stamm schlägt sich nun das Bündel e_2 zu e_1. Es resultiert der einheitliche Nerv $e =$ N. pterygoideus posterior. Das andere Bündel, danach schmächtiger geworden, löst sich in seine Äste auf. Das Bündel *a* liefert den N. massetericus. Das Bündel $b\ c\ d_1$ liefert die N. temporales. Von diesen werden aber nur die Bündel *b c* sofort selbständig, während

d_1 mit d_2 gemeinsam den oben erwähnten Nerven d bildet. Erst weiter distal treten die Fasern, und zwar ganz reinlich und schiedlich, so auseinander, daß d_1 lateral-dorsalwärts zum M. temporalis, d_2 medial-ventralwärts in den M. pterygoideus anterior eintritt.

Es handelt sich also um eine, hierdurch gerade besonders auffällige, scharfe Scheidung der für die Mm. pterygoidei bestimmten Nerven und um peripherische Plexusbildungen, die sie mit den anderen Ästen eingehen. Bemerkt werden muß, daß die Verfolgung des feinen, auf der lateralen Fläche des Nerven festgestellten Bündelchens x zentripetal nicht gelang. Da es rein in den Ast b eintritt, halte ich es für sicher, daß mit c_2 auch einige Fäserchen der Bündel b c nach hinten verlaufen. So habe ich es auf der Skizze gezeichnet, welche also in diesem einen Punkte schematisiert ist. Die Ursache dieser eigentümlichen Umschlingung ist zwar nicht klar. Sie beweist aber, wie tief die Scheidung in dorsale und ventrale Äste in dem Wesen der motorischen Trigeminusäste begründet sein muß.

Die Feststellung und Auflösung dieser Anastomosen ist eine wichtige Aufgabe, ohne die eine befriedigende Aufklärung der vergleichenden Anatomie der Kaumuskeln nicht erfolgen kann. So weit ich bis jetzt sehe, kommen Anastomosen an zwei Gebieten der motorischen Trigeminusnerven vor, und diese beiden sind von verschiedenem Wert. Die eine ist die soeben skizzierte. Die andere findet sich bei den Lacertiliern. Hier tritt der gesamte N. pterygoideus posterior in die Bahn des N. massetericus oder wenn man will, umgekehrt, so daß die Auflösung des „N. capiti-mandibularis“ nur so erfolgen kann, daß an die genaue Aufnahme des Befundes weiterhin die Präparation des Hauptstammes unter dem Präpariermikroskop angeschlossen wird. Jene erste beim Krokodil beobachtete Anastomose erscheint mir als primitiver Zustand. Die Mm. temporalis und pterygoideus anterior sind noch nicht völlig individualisiert, wie solches bei Urodelen die Regel ist. Die andere Anastomose ist dagegen das Zeichen eines progressiven Vorganges, der bei den Sauriern schon weit fortgeführt ist. Chelonier und Krokodilier zeigen keine Spur dieser Verschmelzung der Nerven, doch sind bei ihnen weiterhin peripheriewärts die Endorgane der Nerven bereits zu einem einheitlichen Muskelkomplex zusammengetreten und von dieser Tendenz zeigen schon die homologen Muskeln bei Urodelen Symptome, wie ich anderenorts demnächst dartun werde.

Würzburg, 18. September 1913.

Literatur.

ALLIS, The cranial muscles and cranial and first spinal Nerves in Amina calva. Journ. of Morphologie, Vol. XII, 1897.

BENDER, Die Schleimhautnerven des Fascialis, Glossopharyngeus und Vagus. Studien zur Morphologie des Mittelohres und der benachbarten Kopfregion der Wirbeltiere. Jenaische Denkschriften, Bd. VII, 1906 (1907).

BRADLEY, The muscles of mastication and the movements of the scull in Lacertilia. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat., Bd. XVIII, 1903.

FISCHER, J. G., Die Gehirnnerven der Saurier, anatomisch untersucht. Abhandl., herausgeg. vom Naturwiss. Verein in Hamburg, 1852.

GAUPP, Anatomie des Frosches, Bd. I u. II, 1896, 1897.

Ders., Die Zusammensetzung des Unterkiefers der Quadrupeden. Anat. Anz., Bd. XXXIX, p. 433—473.

Ders., Die REICHERTsche Theorie (Hammer-Amboß- und Kieferfrage). Archiv für Anatomie und Entwicklungsgeschichte, Supplementband, 1913.

LUBOSCH, Die Kaumuskulatur der Amphibien verglichen mit der der Sauropsiden und Säugetieren. Verhandl. d. Anat. Ges., 27. Versammlung, Greifswald 1913.

LUTHER, Über die vom N. trigeminus versorgte Muskulatur der Ganoiden und Dipneusten. Acta soc. sc. fennicae, Helsingfors 1913.

SCHULMANN, Vergleichende Untersuchungen über die Trigeminusmuskulatur der Monotremen. SEMONS Zool. Forschungsreisen, Jenaer Denkschr., Bd. VI, Teil 2, 1904—1908.

WATKINSON, The cranial nerves of Varanus bivittatus. Morphol. Jahrbuch, Bd. XXXV, 1906.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XVI.

Fig. 1. Unterkiefer des Krokodils von medial. Spleniale, Komplementale und Angulare sind längs der gestrichelten Linien abgetragen. M. temporalis und der Pterygoidkomplex durch verschiedene Tönung hervorgehoben.

Fig. 2. Schema des dritten Trigeminusastes mit den motorischen Verästelungen vom Krokodil. a) von lateral (dorsal), b) von medial (ventral). Schwarz: Nn. masseterici; grau gestrichelt: Nn. temporales; rot: Nn. pterygoidei.

Untersuchungen zur Fauna Ceylons nach den Sammlungen von L. Plate[1]).

Von

L. Plate, Jena.

Mit Tafel XVII und XVIII.

I. Über zwei ceylonische Temnocephaliden.

Die Temnocephaliden beanspruchen ein besonderes Interesse, weil sie in mancher Hinsicht einen Übergang von den Turbellarien zu den Trematoden bilden. An erstere erinnert ihre symbiontische, nicht eigentlich parasitäre Lebensweise auf Krabben, Garnelen, Schnecken und anderen Tieren, der vorstülpbare Pharynx, das vereinzelte Vorkommen von Cilien auf der Epidermis und andere Details der Verdauungs- und Genitalorgane, an letztere der Besitz von Saugscheiben, die meist cilienlose Haut und Einzelheiten des Nervensystems und der Nervenorgane. Daher mag hier die Biologie und Anatomie zweier Arten kurz geschildert werden, welche ich im November 1913 in dem See von Kandy auf einer sehr gemeinen Atgide beobachtete. Nach der Meinung von Dr. Stanley Kemp, dem Karzinologen des Kalkutta-Museums, handelt es sich um die Garnele *Caridina Simoni* Bouv. oder um eine ihr sehr nahestehende Art. Sie ist leicht mit dem Netz zwischen den Uferpflanzen zu fangen, oder wenn man eine Blechtrommel mit faulenden Pflanzen im seichten Wasser als Falle auslegt. Hält man 20—30 Garnelen in einem Glasgefäß, so sieht man ca. 1 Stunde nach dem Fang kleine weißliche Würmchen von $^1/_2$ bis 2 mm Länge auf ihnen unter blutegelartigen Bewegungen umherkriechen und sich besonders in der Nähe des Mundes aufhalten. Einige Stunden später finden sie sich in größerer Anzahl in dem Bodensatz, verlieren aber hier bald ihre Beweglichkeit und sind oft nach 3 Stunden schon in der Mehrzahl tot. Wechselt man das Wasser häufig, so kann man sie bis 36 Stunden am Leben

---

1) Unter diesem Titel sollen die Ergebnisse meiner 1913/14 auf Kosten der Paul von Ritter-Stiftung ausgeführten Forschungsreise in den nächsten Jahren in dieser Zeitschrift veröffentlicht werden.

halten. Es handelt sich entweder um die von N. ANNANDALE[1]) kürzlich beschriebene Caridinicola indica oder wahrscheinlicher um eine ihr sehr nahestehende neue Art.

Durch die Güte von Dr. ANNANDALE (Kalkutta) erhielt ich zwei Objektträger mit zahlreichen Präparaten seiner Car. indica zur Ansicht und konnte an ihnen weder einen eingeschnürten hinteren Saugnapf noch einen zweiten Hoden noch ein Fühlerganglion erkennen. Ich nehme daher vorläufig an, daß die von mir bei Kandy gefundene Caridinicola-Art identisch ist mit der Car. indica ANN.

Die Unterschiede sind: C. indica ANNANDALE = ein hinterer Saugnapf, welcher durch eine mittlere Querlinie in zwei Portionen zerfällt; jederseits zwei Hoden; Fühler an der Basis mit großem Ganglion. C. indica PLATE = zwei weit auseinander liegende hintere Saugnäpfe; jederseits ein Hoden; kein Tentakelganglion. Die zweite Art ist meines Wissens noch nicht beschrieben worden und möge den Namen Monodiscus parvus PLATE führen Sie lebt auf derselben Garnele, und häufig hat dasselbe Individuum beide Ektoparasiten gleichzeitig, und zwar dann immer Monodiscus in viel größerer Anzahl als Caridinicola. Von letzterer Art fand ich durchschnittlich 1—2 Exemplare auf einem Wirt, d. h. wenn 20 Krebse beobachtet wurden, so konnte ich auf 20—40 Parasiten rechnen, während häufig an einer Garnele fünf und mehr Monodiscus-Individuen umherkriechen. Beide Arten halten sich ursprünglich in der Kiemenhöhle auf, verlassen diese aber häufig und kriechen auf anderen Körperteilen umher. Daß ich sie besonders oft in der Umgebung des Mundes antraf, hängt wohl damit zusammen, daß hier ein dritter Symbiont, eine Rotiferspezies, in großer Menge vorkommt und von den Temnocephalen gefressen wird. Diese Rädertiere sitzen nicht selten an der Basis der Fühler oder Mundwerkzeuge reihenweise nebeneinander, wobei sie ihre Eier dicht neben sich heften. Gießt man in die Schale mit den Garnelen etwa 2 $^0/_0$ Eucain, so verlassen die Würmer rasch ihre Wirte und können in Menge aus dem Bodensatz aufgelesen und konserviert werden. Die hier folgende Schilderung paßt auf Beobachtungen an lebenden oder frisch unter dem Deckglase getöteten Tieren. Farbstoffe wurden aus Mangel an Zeit nur vereinzelt angewandt. Später möge einer meiner Schüler das konservierte Material weiter auf Schnitten untersuchen.

---

1) N. ANNANDALE, Fauna symbiotica Indica IV. Caridinicola a new type of Temno-cephaloidea. Records of the Indian Museum VII, 1912, p. 243—252.

1. Caridinicola indica Ann.

Die Veränderungen der Körpergestalt je nach dem Kontraktionszustande und die Bewegungsweise sind von Annandale für Car. indica gut geschildert worden und seine Worte passen auch für meine Exemplare. Dagegen kann ich mich seiner Vermutung nicht anschließen, daß die Würmer ihre Wirte nachts verlassen und daher früh morgens seltener beobachtet werden. Ich fing die Garnelen meist zwischen 7 und 8 Uhr morgens und fand sie dann ebenso besetzt mit Würmern wie um 10 oder 11 Uhr. Da die Eier der Krebse an den drei vorderen Paaren der Abdominalbeine der Mutter angeklebt werden und die jungen Krebse hier ausschlüpfen, so können diese Parasiten sofort auf sie überkriechen und brauchen daher keine Wanderungen außerhalb der Caridinen auszuführen. Außerdem lieben diese Garnelen, sich dicht zu einem Klumpen zusammenzusetzen, wobei sie sich gegenseitig berühren und aneinander festhalten, so daß die Temnocephalen leicht auf neue Individuen überwandern können. Die Fig. 1—3 zeigen die Tiere in leicht kontrahierten und durch den Druck des Deckglases etwas verbreitertem Zustande. Die Fühler sind an der Basis breit kegelförmig, verjüngen sich dann plötzlich und bilden eine stumpfendigende lappenförmige Spitze, unter der ventral ein kleiner Saugnapf sich befindet, dessen Rand mit Klebdrüsen (*dr'*) besetzt ist. Die beiden großen Saugnäpfe am hinteren Körperende sind vollständig voneinander getrennt, und obwohl sie meist zusammen gebraucht werden, kommt es zuweilen vor, daß das Tier sich nur mit dem einen anheftet und den anderen unbenutzt läßt. Jeder wird an seinem Innenrande von einer Anzahl schlauchförmiger Drüsen (*dr*) umstellt, wodurch die Duplizität ebenfalls deutlich zum Ausdruck kommt. Die Drüsen reichen zum Teil weit nach vorn bis zum Hinterende des Magens und bis zu den Dotterstöcken. Mit einer Ölimmersion Zeiss $^1/_{12}$ (Fig. 5) konnte ich in der Wandung Kerne erkennen, welche besonders zahlreich am Hinterende des Schlauches sich befinden. Es handelt sich also um vielzellige Klebdrüsen. Zellgrenzen vermochte ich nicht zu sehen.

Die Haut wird nach außen begrenzt von einer derben Cuticula (Fig. 4 *cut.*), welche sehr häufig kleine Querrunzeln bildet infolge von Kontractionen der Hautmuskulatur. In Fig. 6 sind diese Runzeln von der Fühlerspitze gezeichnet und in Fig. 4 rechts im optischen Schnitte zu sehen. Im völlig ausgestreckten Zustande fehlen sie, sind also nur eine temporäre Erscheinung.

Die Cuticula setzt sich auf die Fühlerspitze (Fig. 7) fort, ist aber hier zarter als an den übrigen Körperregionen. Die Protoplasmaschicht unter der Cuticula (Fig. 4, *epid.*) wechselt in der Höhe, je nach dem Kontraktionszustand. Im Leben erscheint sie sehr hell, ohne Pigment oder Fett, und gleichmäßig dicht erfüllt von kleinsten Körnchen, zwischen denen hier und da Kerne eingestreut sind. Diese sind meist bläschenförmig und enthalten einen Nucleolus, zuweilen sehen sie aber auch unregelmäßig und wie geschrumpft aus, als ob sie sich in Rückbildung befänden. Für eine solche spricht auch, daß in der Mitte des Rückens, namentlich über dem Gehirn, die Kerne an den untersuchten Exemplaren sehr weit voneinander entfernt waren, während sie an den beiden Körperenden so dicht zusammenliegen, daß im optischen Schnitt der Eindruck eines gewöhnlichen Epithels entstehen kann. Zellgrenzen habe ich weder im lebenden Zustande, noch nach Fixierung mit Osmium, Sublimat, Essigsäure, Formol oder Alkohol gesehen. Es liegt also wie bei Temnocephala chilensis, (vgl. die Arbeit von R. Wacke, in Fauna chilensis, Suppl. Zool. Jahrb.) ein Syncytium vor, dessen Kerne sich häufig rückbilden und schließlich verschwinden. Zellgrenzen können aber an fixiertem Material durch zarte Linien des Protoplasmas (Fig. 4) vorgetäuscht werden. Ebenso fehlen Cilien oder Sinnesborsten vollständig. Selbst an der Fühlerspitze ist mit einer Ölimmersionslinse nichts dergleichen zu erkennen. Die Epidermis wird nach unten begrenzt von einer Basalmembran (*bas*), welche ungefähr halb so dick ist als die Cuticula und jedenfalls den Muskeln zur Befestigung dient. Von Drüsen der Haut sind mir nur die schon erwähnten *dr'* und *dr* (Fig. 1) aufgefallen. Die von letzteren produzierten kleinen Sekrettropfen sind manchmal sehr deutlich, wenn der Saugnapf seine Anheftungsstelle aufgegeben hat.

Die Hautmuskulatur ist recht kompliziert und bei genauerer Untersuchung werden sicherlich noch manche Einzelheiten festzustellen sein, welche mir entgangen sind. Am lebenden Tiere ist es häufig recht schwer die Muskeln überhaupt zu sehen, während sie nach Abtötung in Formol immer sehr deutlich werden. Unter der Basalmembran liegt zunächst eine Lage von Ringmuskeln (Fig. 4, *rmu*), worauf eine Schicht von breiteren Längsbändern folgt. Sie sind glatt und werden durch Linien von körnigem Protoplasma voneinander getrennt. Fibrillen konnte ich in ihnen nicht erkennen. Die Längsmuskeln des Rückens (Fig. 2) sind in einem mittleren (*mcd*) und zwei seitlichen (*lat*) Bündeln

angeordnet, welche letztere am Kopfende über jenes hinübergreifen. In die Tentakelspitze tritt ein Bündel, welches diagonal zur Körperachse gerichtet ist. Die Längsmuskeln der Bauchseite (Fig. 3) sind ähnlich angeordnet, doch fehlen sie in der Mitte der vorderen Körperhälfte und beginnen hier erst etwas hinter der Genitalöffnung. Die Retraktoren der vorderen und hinteren Saugnäpfe verlaufen auch hier schräg. In die Fig. 1 und 3 habe ich die Pharynxretraktoren (*phar. re. tr*) eingezeichnet, welche etwas hinter der Mitte des Schlundkopfes entspringen und fächerförmig nach hinten und außen ausstrahlen. Etwas weiter nach hinten liegt noch ein ähnliches Retraktorenpaar, dessen Bedeutung mir nicht ganz klar geworden ist. Vielleicht heftet es sich an das Vorderende des Magens (*retr. stom*). Ob die Ringmuskeln sich überall gleichmäßig ausbreiten oder stellenweise fehlen, müssen spätere Untersuchungen feststellen. Jedenfalls bilden sie am Kopfende zwei besonders starke Ringe, welche mir durch eine muskelfreie Zone getrennt zu sein schienen.

Darmkanal. Die Mundöffnung (*m*, Fig. 1—3) liegt vorn terminal zwischen den beiden Tentakeln und führt in ein von einer derben Cuticula (der Fortsetzung der Körpercuticula) ausgekleidetes Mundrohr (*mr.*), in dessen Grunde der Pharynx papillenartig sich erhebt, selbst wenn er vollständig zurückgezogen ist (Fig. 3). Die Wand des Mundrohrs schlägt sich auf diese Papille über und verwächst mit ihr auf eine kurze Strecke, was aus einer Querlinie etwas hinter der Pharynxspitze hervorgeht. Der Schlundkopf kann weit nach außen vorgestülpt werden, mindestens bis zu seiner halben Länge, vielleicht noch mehr und dabei wird auch die Wand des Mundrohrs mehr oder weniger nach außen gekehrt. Da der Pharynx selbst sehr muskelreich ist, so ist er bald ein langes schlankes Rohr, bald spitz kegelförmig. Bei sehr starker Kontraktion erscheint er sogar hin- und hergeschlängelt. Wie schon Annandale angegeben hat, erfolgt die Ausstülpung dadurch, daß die Ringmuskulatur der Haut auf die Körpersäfte einen Druck ausübt; die rückläufige Bewegung geschieht durch die Pharynxretraktoren. Ragt der Pharynx frei hervor, so wird seine Öffnung von etwa 12 kleinen Papillen kranzartig umgeben (Fig. 1, 8). In jeder sah ich ein Korn, wohl einen Zellkern. Annandale beschreibt von jeder Papille „a sense-organ“ wovon ich bei meinen Exemplaren nichts erkennen konnte. Ich glaube, daß diese Papillen zum Festhalten der Beute dienen. Fig. 8 mag den komplizierten Bau des Schlundkopfes näher er-

läutern. Auf die sehr derbe, häufig Längsfalten bildende Cuticula (*cut*) folgt nach außen sehr eine zarte Protoplasmaschicht (*cp*), deren feinerer Bau nicht zu ermitteln war. Sie wird umhüllt von einer Zone sehr derber Ringmuskeln (*rmu*[1]), an die sich eine breite Region von bindegewebigen und, wie mir schien, netzartig verbundenen Zellen anschließt (*bi*). Die Hohlräume zwischen diesen sind von einer klaren Flüssigkeit erfüllt. Die äußere Wand des Schlundkopfes besteht aus inneren breiten Längsmuskeln (*lmu*) und äußeren schmalen Ringmuskeln (*rmu*[2]). Es kann leicht scheinen, als ob quergestreifte Längsmuskeln vorhanden wären, in dem die Ringmuskeln die Querstreifung vortäuschen. Der Schlundkopf öffnet sich hinten in dem großen sackförmigen, blindgeschlossenen Magen, welcher fast bis zu den hinteren Saugnäpfen reicht. Sind die Dotterstöcke bei alten Tieren sehr stark entwickelt, so pressen sie sich mit ihren Divertikeln von der Seite in ihn hinein und rufen den Anschein von Ausbuchtungen hervor. Sein histologischer Aufbau muß auf Schnitten weiter untersucht werden, denn an frischen Individuen ist nichts zu ermitteln, da die Magenzellen dicht erfüllt sind von fettartigen dunklen Kugeln, welche alles verdecken. Je nach dem Zustande der Ernährung sind sie kleiner oder größer, liegen zuweilen auch je in einem Sekretbläschen. Bei großen Tieren werden sie manchmal gelbbraun. Im Innern des Magens fand ich die Kauplatten des oben erwähnten Rotifers, auch einmal im Rüssel abgestorbene Infusorien, ein Zeichen, daß unsere Art carnivor ist. Reste von Algenfäden im Magen bewiesen, daß auch pflanzliche Kost nicht verschmäht wird.

Die Exkretionsorgane münden, wie schon Annandale gesehen hat, dorsal etwas hinter dem Gehirn und nach außen vom Vorderende der Dotterstöcke jederseits durch eine kleine schlitzartige Öffnung (*o. re*) aus, an der sich ein rasch breiter werdender nach hinten und ventralwärts herabsteigender Kanal anschließt, der etwas vor dem Hoden in das Hauptgefäß übergeht. Jene Öffnung ist an vielen lebenden Tieren nicht zu sehen, namentlich wenn die dunklen Dotterstöcke sich darunterschieben. Bei einem Exemplar war sie aber schon mit Zeiss-Objektiv A ganz scharf zu erkennen. Jene „Wassergefäße“ nach der alten Terminologie lassen sich meist nur an jüngeren und ganz frischen Individuen gut verfolgen. Das Hauptgefäß kommuniziert ganz vorn und ganz hinten mit dem der anderen Seite, bildet also einen Ring. Am hinteren Bogen entspringen noch zwei oder mehr

kleine Seitenzweige, welche von beiden Seiten einander sich nähern, vielleicht auch sich verbinden, aber in Fig. 1 nicht eingetragen wurden. Zwei andere Seitenzweige habe ich mit *a* und *b* bezeichnet. Sie verlaufen ventral vom Hauptkanal. An verschiedenen Stellen habe ich von diesen Gefäßen kurze verästelte Seitenzweige abgehen sehen, aber nie war eine Spur von „Zitterflammen" zu erblicken, obwohl ich mit der Ölimmersionslinse viele Individuen sorgfältig geprüft habe. Es muß also eine andere Einrichtung vorhanden sein, um die stickstoffhaltigen Ausscheidungsproduckte aus den Körpersäften herauszuziehen und an jene Kanäle in flüssiger Form abzugeben. Als solche deute ich drei drüsige Körper ($gl^{1,2,3}$), deren Lage aus Fig. 1 zu ersehen ist und von denen der vorderste fast dorsal, die beiden anderen deutlich ventral liegen. In der Regel ist der vordere der kleinste, der hintere der größte. Die beiden vorderen sind durch einen Kanal verbunden, welcher weiter nach hinten in das Hauptgefäß sich öffnet. Der hintere kommuniziert durch einen kurzen nach hinten gerichteten Ast mit dem Hauptkanal. An günstigen Individuen kann man mit der Ölimmersionslinse feststellen, daß der drüsige Körper durch eine unregelmäßige, häufig in Lappen ausgezogene Auftreibung der Gefäßwand gebildet wird (Fig. 9 von gl^1, Fig. 10 von gl^3), welche ganz dicht erfüllt ist von winzigen strich- oder punktförmigen Körperchen. Man könnte glauben, einen Haufen von Bakterien vor sich zu haben. Sie erfüllen in weniger dichter Anordnung die Wandung des Verbindungskanals zwischen gl^1 und gl^2 und seiner Fortsetzung bis zum Hauptkanal und finden sich hier und da auch in diesem. Ich deute sie als stickstoffhaltige Konkremente, welche später gelöst und nach außen befördert werden. Eine pulsierende Blase fehlt.

Bezüglich der Genitalorgane habe ich folgendes festgestellt. Die Caridinicola indica ist ein protandrischer Zwitter, denn bei kleinen Tieren ist der Hoden jederseits schon mächtig entwickelt und enthält reife Spermien, während von den Dotterstöcken noch nichts zu sehen ist. Ich fand aber bei alten Exemplaren mit mächtigen Dotterstöcken die Hoden nie verkümmert, so daß die männliche Brunst auch im Alter fortzubestehen scheint. Die paarigen Hoden (*te*) liegen jederseits als ein großer ovaler Körper am Anfange des hinteren Körperviertels, wenn das Tier sich lang ausgestreckt hat. Im kontrahierten Zustande verschieben sich die Lagebeziehungen aller Organe oft sehr beträchtlich, und die Hoden können dann in der Mitte des

Körpers liegen. Man erkennt im Innern meist zwei oder mehr große Bildungszellen und viele kleine neben zahlreichen fadenförmigen Spermien, welche sich lockenartig zusammenlegen. Ein zweites Hodenpaar ist sicherlich nicht vorhanden, denn wenn das Vas deferens, wie es oft der Fall ist, dicht mit Samenfäden gefüllt ist, läßt sich sein Verlauf ohne Schwierigkeit feststellen. Beide Samenleiter (*vdf*) laufen auf der Bauchseite nach vorn und innen bis in die Nähe der Genitalöffnung (*o. ge*), biegen dann im Bogen um, verwachsen miteinander, wobei sie von Ringmuskeln zusammengehalten werden und öffnen sich in eine gemeinsame Samenblase (*ves. sem.*, Fig. 1, 11). Der sehr kurze Ausführgang derselben biegt im scharfen Knick nach vorn um und erweitert sich nun an einer birnförmigen Pars ejaculatoria (*ejac*), deren starke Muskulatur die Spermien in den chitinösen Penisstachel (*pe*) treibt. Dieser bewegt sich frei in der dünnhäutigen Penisscheide (*pe. sch*), welche an der medianen und ungefähr in der Mitte der Körperlängsachse befindlichen Geschlechtsöffnung (*o. ge*) ausmündet. Manchmal enthält schon der Hoden bewegliche Spermien, während sie häufig während der Wanderung durch das Vas deferens noch zu reifen scheinen, so daß sie erst in der Vesicula seminalis anfangen sich zu bewegen. Man sieht dann hier ein Gewimmel von Fäden, während diejenigen im Hoden und Samenleiter starr sind. In der Wand der Pars ejaculatoria kann man eine innere dicke Lage von Längsmuskeln und eine äußere Schicht von Ringmuskeln unterscheiden. Die letztere enthält nicht selten mehrere vakuolenartige Hohlräume, deren Bedeutung mir nicht klar geworden ist. Dieses ganze Organ zerfällt dadurch in zwei Abschnitte, daß das Lumen in der hinteren Hälfte viel weiter ist als in der vorderen und auch hier allein die Ringmuskeln ausgebildet sind. Das Chitinrohr des Penisstachels zerfällt, wie schon Annandale gesehen hat, in ein trichterförmiges Anfangsstück, welches die Spitze der Pars ejaculatoria umgreift, in ein langes Mittelrohr und in ein kleines etwas erweitertes Kopfstück. Ich konnte selbst mit der Immersionslinse nicht sicher erkennen, ob die Querstreifung des Mittelohres auf Ringleisten oder wie bei einer Trachee, auf einer Spiralverdickung beruht. Auf dem Trichter verlöschen diese Leisten allmählich. Zwei sich regelmäßig kreuzende Liniensysteme, wie sie Annandale in seiner Fig. 1 *B* zeichnet, habe ich nie gesehen. Das Kopfstück schien mir von sechs verdickten Längsleisten gestützt zu werden, während jener Forscher vier zeichnet. Möglicherweise spricht sich die erwähnte Verschiedenheit auch

in diesen Verhältnissen aus. Die Lage des Penisstachels ist sehr wechselnd, je nach dem Kontraktionszustand des Tieres. Bald ist er mit der Spitze nach vorn gekehrt (Fig. 1), bald erstreckt es sich quer (im mikroskopischen Bild) von links außen nach rechts innen, bald ist er bogenförmig umgeknickt, indem die hintere Portion nach vorn, die vordere nach hinten gerichtet ist. Im normalen ausgestreckten Individuum ist er leicht gebogen, so wie Fig. 1 es zeigt, liegt aber mehr quer.

Der weibliche Genitalapparat beginnt mit einem großen unpaaren Eierstock (*ov*, Fig. 1, 11, 12), welcher ventral rechts neben oder hinter dem Genitalporus liegt. In seiner Wand befinden sich zu äußerst die kleinen unreifen Zellen, während der Hohlraum von den reifenden, wasserklaren Eiern erfüllt ist, welche proximalwärts an Größe zunehmen. Die blasenförmigen Kerne mit großem Nucleolus sind sehr auffallend. Der Eileiter ist kurz und läßt bei manchen Individuen drei Abschnitte (Fig. 12) erkennen, von denen der hinterste als ein Receptaculum seminis angesprochen werden kann, da ich reife, sich bewegende Spermien um eine zentrale körnige Masse herum antraf. Bei anderen Tieren war dieser Raum von großen dotterähnlichen Tropfen ererfüllt, welche vermutlich den Dotterstöcken entstammen. Die beiden folgenden Abschnitte sind stark muskulös; an dem hinteren konnte ich nur Ringfasern, an dem vorderen außer diesen auch Längszüge unterscheiden. Lebende Spermien kommen zuweilen in ihnen vor, so daß offenbar der Penis des anderen Individuums durch die Genitalöffnung in diesen Kanal eingeführt wird. Man könnte ihn deshalb auch als Vagina bezeichnen. Wenn ich den indifferenteren Terminus Oviduct gewählt habe, so geschieht es, weil die Eier hier ihre ersten Furchungen durchmachen, wie Fig. 11 erkennen läßt. Das betreffende Ei schien sich auf dem Blastulastadium zu befinden; der zur Anheftung an die Kiemen der Garnele dienende Stiel der zarten Eihülle ragte nach hinten fast bis an das Ovar heran. Jene drei eben erwähnten Abschnitte waren nicht mehr vorhanden, sondern der Eileiter war fast in ganzer Länge zu einem großen uterusartigen Sack umgewandelt. Der Eileiter vollzieht also die verschiedensten Funktionen und scheidet wohl auch die Eischale und den Stiel aus. Am unklarsten sind mir die Dotterstöcke geblieben. Bei älteren Individuen wird jede Körperseite vom Gehirn an nach hinten von einer großen schwärzlichen in viele Lappen auslaufenden Masse erfüllt, welche den Magen teilweise von oben überlagert.

Dieser Dotterstock ist das größte und neben dem Magen am leichtesten in die Augen fallende Organ des ganzen Tierchens. Seine großen Zellen sind meist dicht mit Fettröpfchen gefüllt und erscheinen dadurch so dunkel, daß sie nichts weiter erkennen lassen und alle darunter- oder darüberliegenden Organe verdecken.

Ein Lumen war in den Divertikeln zuweilen sichtbar. Ich halte den Dottersack für ein langes schlauchförmiges Gebilde, welches nach allen Seiten viele Divertikel treibt und etwas hinter dem Vorderende des Magens ventralwärts in einen nach innen gerichteten Ausführgang übergeht, der durch seine hellere Färbung auffällt und sich mit dem der Gegenseite zu vereinigen scheint. Es blieb mir aber verborgen, wo die Einmündung in die übrigen weiblichen Organe erfolgt. Ich vermute, daß diese Kommunikation dicht neben der Genitalöffnung stattfindet, indem hier ein Atrium genitale die Mündungen der Penisscheide, des Ovidukts und des Dotterganges aufnimmt. Der Dotter würde dann durch dieses Atrium hindurch in den unteren Teil des Oviduktes übertreten und sich hier mit der im Receptaculum befruchteten Eizelle vereinigen. Nachdem die ersten Furchungen sich hier abgespielt haben, werden die Eier an die Kiemen des Krebses abgesetzt und mittels jenes Schleimfadens angeheftet. Er zieht sich dabei zu einem kleinen Kegel zusammen, welcher exzentrisch neben dem einen Pole des ovalen Eis sitzt.

Vom Nervensystem ist nur das Gehirn am lebenden Tier zu erkennen. Es ist ein großes bandförmiges Gebilde über dem Hinterende des Pharynx, welches jederseits nach vorn, nach außen und nach hinten in drei Hörner ausläuft (Fig. 1, *ccr*), welche durch diffuses Pigment leicht gelblich gefärbt sind. Das Mittelhorn ist am kleinsten und spaltet sich in einen nach vorn und einen nach hinten gerichteten Ast. Am Hinterrande des Gehirns liegen zwischen Ganglienzellen zwei nach außen gekehrte Augen, welche in ihrer hinteren Hälfte dicht mit schwarzen Pigmentkörnern erfüllt sind, während die helle vordere als Linse funktioniert. Einzelne Körner verirren sich nicht selten vor die Linse (Fig. 13), was dafür spricht, daß jedes Auge nur aus einer Zelle besteht. Vor den Augen ist die Querfaserung des Gehirns sehr deutlich. In die Tentakelspitze (Fig. 7) treten feine Fasern, welche von birnförmigen Zellen an der Basis der Spitze ausgehen. Diese Zellen stehen weiter mit den retikulären großen Bindegewebszellen (*ret*) in Verbindung, welche die Leibeshöhle durchsetzen und deren weitmaschiges Mesenchym bilden. Aus

diesem Grunde glaube ich nicht, daß jene Zellen ausschließlich nervöser Natur sind, sondern halte sie in der Mehrzahl für Bindegewebselemente, was nicht ausschließt, daß einzelne Ganglienzellen darunter sich befinden, da ja die Tentakelspitze zum Tasten dient. Jedenfalls kann ich ANNANDALES Angabe, daß ein großes Ganglion sich an der Fühlerbasis befindet, für meine Exemplare nicht akzeptieren.

2. **Monodiscus parvus** PLATE n. g. n. sp.

Die Gestalt ist im ausgestreckten Zustand bandförmig, wobei sogar der Körper in der Mitte schmäler als an beiden Enden erscheinen kann (Fig. 14). Die Länge schwankt etwa zwischen $^1/_{10}$—$^1/_5$ mm, so daß die Tierchen mit einer Lupe noch bequem isoliert werden können. Genauere Angaben über die Maße, auch der verschiedenen Organe, sollen bei dieser und der vorigen Art später gegeben werden, wenn das gesammelte Material auf Schnitten untersucht worden ist. In der Regel erscheinen die Tiere unter dem Deckglas leicht kontrahiert als eine ovale Scheibe (Fig. 15), welche vorn in zwei Kegel und hinten in einen großen runden Saugnapf ausläuft. Fig. 16 zeigt ein Individuum in der Seitenansicht, wobei aber das Vorderende des Körpers sich so gedreht hatte, daß die Ventralfläche sichtbar wurde. In Fig. 17 ist das Tier von der Bauchseite abgebildet, wobei der Saugnapf sich stark zusammengezogen und etwas nach vorn verschoben hatte. Diese Abbildungen beweisen zur Genüge, wie verschieden das Tierchen je nach Kontraktion und Stellung aussehen kann. Für gewöhnlich heftet es sich nur mit der hinteren Saugscheibe an und streckt den Körper entweder ruhig gerade nach vorn und schräg nach oben aus oder zuckt und dreht sich nach allen Richtungen umher. Beim Kriechen wird der in zwei stumpfe Kegel vor der ventralen Mundöffnung ausgezogene Kopflappen an die Unterlage mittels Klebdrüsen (Fig. 15, *dr* und *dr*^{1}) angeheftet, worauf die hintere Saugscheibe losläßt und wie bei einem Blutegel an den vorderen Fixationspunkt herangezogen wird. Eine andere, wohl nicht ganz normale Fortbewegungsweise besteht darin, daß das Tier frei auf der Seitenkante liegt, wie in Fig. 16, und nun rasch der Körper in der Mitte ventral zusammenklappt und sich wieder ausstreckt. Indem dies viele Male schnell wiederholt wird, gleitet das Tier eine kurze Strecke durch das Wasser vorwärts, um dann bald in die gewöhnliche spannerraupenartige Fortbewegung überzugehen. Bei letzterer werden die Fühler

etwas eingezogen, so daß sie stumpfer und kürzer erscheinen als in der Ruhe.

Die Haut scheint denselben Bau zu haben, wie bei der vorigen Art. Die Querrunzeln der Cuticula treten besonders häufig am Kopfende auf (Fig. 15), können aber auch völlig fehlen. Von Klebdrüsen sah ich vier keulenförmige kurze (*dr*) in der Mitte des Kopflappens ausmünden, während ein ganzes Bündel langer Drüsen (dr^1) auf der Ventralseite der Fühler sich öffnet. Sie reichen nach hinten bis zum Gehirn. Die hintere Saugscheibe trägt ebenfalls zwei Sorten von Klebdrüsen, kurze, welche radienförmig an der Peripherie sitzen und längere, welche mehr in der Mitte ausmünden. Cilien kommen nirgends vor. Über die Verteilung der Kerne der Epidermis konnte ich an den lebenden Tieren nichts ermitteln.

Die Hautmuskulatur ist wie bei der vorigen Art reich entwickelt, ist aber bei der Kleinheit des Objekts nicht leicht zu untersuchen. Unter der Haut verlaufen zunächst Ringmuskeln, welche wie es scheint, überall mit Ausnahme des Kopflappens vorkommen. Ich habe sie in Fig. 16 nur an vier Regionen eingezeichnet, um die übrigen Verhältnisse eintragen zu können. Die Längsmuskeln der Bauchseite haben eine große Ähnlichkeit mit denen von Car. indica, wie ein Vergleich der Fig. 17 mit Fig. 3 erkennen läßt. Das mediane Bündel *b* reicht von hinten nur bis an den Genitalporus heran, fehlt aber vor ihm; der laterale Muskel durchkreuzt sich hinten (*d*) über der Saugscheibe mit den Fasern der anderen Seite. Ein starkes Bündel (*c*) tritt von jeder Seite in den Saugnapf ein und dient offenbar dazu, ihn von der Unterlage abzureißen. Der Retractor des Schlundkopfes (*retr. phar*) ist ein schmaler, schräg nach hinten verlaufender Muskel; weiter nach hinten folgt derjenige des Magens (*retr. stom*).

Darmkanal. Die schlitzförmige Mundöffnung (*m*) liegt auf der Unterseite des Kopflappens, daher nicht terminal. Der Schlundkopf hat nie die lange schlanke Form, wie bei der vorigen Art, sondern ist viel kürzer und gedrungener. In völlig ausgestrecktem Zustande sieht er aus, wie auf Fig. 16 dargestellt wurde. Meist aber erscheint er unter dem Deckglase wie in Fig. 15 oder sogar fast kugelrund. Ich habe mich überzeugt, daß er weit aus der Mundöffnung herausgestülpt werden kann. Dabei zeigt sich an seiner Öffnung (Fig. 18) ein Kranz von vielen sehr spitzen

Chitinstacheln, die wohl mehr als Waffe wie als Sinnesorgan dienen werden. Der Bau des Pharynx zeigt noch weitere Besonderheiten, indem nach außen von der sehr starken Ringmuskulatur (*rmu*[1]) vier lange Drüsen, zwei dorsale und zwei ventrale (*dr.phar*) durch das ganze Organ laufen. Sie sind vielzellig und bilden namentlich in der hinteren Hälfte des Schlundkopfes Seitenlappen. Da sie ganz vorn dicht unter dem Stachelkranz ausmünden, so halte ich sie für Giftdrüsen zur Abtötung der Beute. Bei der Kleinheit des Objekts habe ich eine Hülle von Längs- und Ringmuskeln nach außen von diesen Drüsen nicht sicher feststellen können, obwohl ich ihre Anwesenheit vermute. Einmal habe ich Längsmuskeln gesehen, aber nur auf der Ventralseite. Das innere Rohr des Schlundkopfes wird von einer derben Cuticula ausgekleidet, wie bei Caridinicola. Der Magen besteht aus sehr großen Zellen (Fig. 16 *st*), mit einem entsprechend großen, bläschenförmigen, von vielen groben Chromatinbrocken durchsetzten Kern, wie ich an einigen besonders durchsichtigen Tieren erkennen konnte. Bei den meisten lebenden Individuen sind die Grenzen der Magenzellen nicht zu sehen, weil diese ganz gefüllt sind von großen und kleinen farblosen Fettropfen, wie ich sie in Fig. 15 am rechten vorderen Magenende eingetragen habe. Zuweilen sind diese Stoffwechselprodukte gelb gefärbt, und der Magen kann sich dann als goldgelbe Masse sehr deutlich von seiner Umgebung abheben. Von Nahrungsresten habe ich die Kauplatten des schon erwähnten Rotifer im Magen beobachtet.

Die Exkretionsorgane sind ähnlich wie bei Caridinicola, aber einfacher gebaut. Das Hauptgefäß (Fig. 15 *re*) kommuniziert vorn und hinten mit dem der anderen Seite und verläuft in der Nähe des Rückens. Ungefähr in der Mitte des Körpers und etwas vor dem Hoden entspringt der Ausführgang, welcher nur kurz ist, nach vorn und nach der Bauchseite sich zuwendet und hier dicht am Außenrande mit einem ganz kleinen Porus ausmündet (*o.re*). Diese Öffnung liegt in der Querebene der Genitalöffnung oder auch etwas weiter nach hinten. Ich habe nur einen drüsigen Körper (*gl*[1]) am Vorderende des Hauptgefäßes gesehen, wo auch zugleich ein Seitenzweig entspringt. Einige andere Äste wurden kurz vor dem hinteren Bogen beobachtet.

Die Geschlechtsorgane liegen wie bei Caridinicola ventral und teilweise auch seitlich vom Magen. Die Verhältnisse sind ganz ähnlich wie in dieser Gattung und aus der Fig. 15 ohne weiteres ersichtlich. Der Penisstachel (*pe*) ist etwas ge-

bogen und läuft in eine sehr feine Spitze aus. Er kann in ganzer Länge aus der Genitalöffnung nach außen gestoßen werden, wie ich an einem mit Eucain behandelten Individuum sah. Irgend eine Skulptur war an ihm nicht zu erkennen, und ebensowenig fand ich an seiner Basis einen muskulösen Bulbus zur Ejakulation, wahrscheinlich, weil sich solche Einzelheiten infolge der sehr geringen Größe des Tieres unseren Blicken entziehen. Fadenförmige Spermien befanden sich im Hoden und im Vas deferens, den sie bei dichter Anordnung etwas auftreiben können (Fig. 15 links). Es sind jederseits drei längliche Dotterstöcke ($vit^{1,2,3}$) vorhanden, deren Ausführgänge sich zu einem gemeinsamen Dotterkanal vereinigen, den ich bis zur Genitalöffnung verfolgen konnte (Fig. 16). Ob der linke und rechte Dotterkanal sich verbinden vor der Einmündung, wie bei Caridinicola, blieb unentschieden. Die Dotterstöcke sind meist ganz dicht erfüllt von kleinen länglich-ovalen Körnern, wodurch sie schwärzlich ererscheinen. Diese dunklen Organe heben sich daher meist neben dem hellen Hoden schon bei schwächerer Vergrößerung sehr deutlich ab.

An günstigen Individuen lassen sich viele große retikuläre Mesenchymzellen überall in der Leibeshöhle erkennen (Fig. 16, *rct*). Sie sind von zweierlei Art (Fig. 19), nämlich entweder solche mit vielen dunklen Granula und körnigem Kern oder sehr blasse, fast wasserklare Zellen mit großem bläschenförmigen Kern. Beide Sorten liegen regellos zwischeneinander. Die erstere enthält manchmal große farblose ölartige Tropfen und dann pflegt der Magen gleichzeitig goldgelb gefärbt zu sein. Das Gehirn liegt über dem Hinterende des Pharynx (Fig. 16, *cer*), besitzt aber keine Augenflecke.

Auf die systematische Stellung von Monodiscus parvus kann ich gegenwärtig nicht näher eingehen, da mir die nötige Literatur zur Vergleichung fehlt. Es kann aber nicht zweifelhaft sein, daß diese neue Form zu den Sentarielliden gehört, da sie nur zwei Tentakel besitzt, der Magen bis zum hinteren Körperende reicht und die Geschlechtsorgane ventral von ihm liegen.

Peradenia (Ceylon), 15. Dezember 1913.

Erklärung der Tafelfiguren.

Alle Figuren wurden nach lebenden oder frisch getöteten Tieren ohne Zeichenapparat entworfen.

Figurenbezeichnung.

bas	Basalmembran
bi	Bindegewebszelle
cer	Gehirn
cut	Cuticula
dr	Drüsen
epid	Epidermis
ejac	Pars ejaculatoria des Penis
gl	drüsige Körper der Niere
lat	lateral
lmu	Längsmuskeln
m	Mund
med	median
mr	Mundrohr
o. ge	Genitalöffnung
o. re	Nierenöffnung
ov	Ovar
ovd	Oviduct
pe	Penis
pe. sch	Penisscheide
phar	Pharynx
re	Nierenhauptkanal
rec. sem	Receptaculum seminis
ret	reticuläre Bindegewebszellen
retr	Retractoren
rmu	Ringmuskeln
st	Magen
te	Hoden
vdf	Vas deferens
ves. sem	Vesicula seminalis
vit	Dotterstock.

Taf. XVII.

Fig. 1—13. Caridinicola indica Ann.

1. Dorsalansicht. Übersicht der Organisation.
2. Die dorsale Längsmuskulatur der Haut nach Fixierung mit Formol.
3. Die ventrale Längsmuskulatur der Haut und die Retractoren von Pharynx und Magen.
4. Die Haut, bei Zeiss-Öl-Immersion $^1/_{12}$. Epidermis im optischen Schnitt, Muskeln in der Flächenansicht.
5. Schlauchförmige Drüse der hinteren Saugscheibe. Gefärbtes Flächenpräparat bei Immersion $^1/_{12}$.
6. Die Runzeln der Tentakelspitze bei Obj. D, Zeiss u. Oc. 2.
7. Optischer Schnitt durch die Tentakelspitze im Leben. Immersion $^1/_{12}$.
8. Optischer Schnitt durch das Vorderende des Pharynx.
9. Der hintere drüsige Körper der Niere, bei Immersion $^1/_{12}$.
10. Der vordere drüsige Körper, bei Immersion $^1/_{12}$.
11. Dorsalansicht der medianen Geschlechtsorgane, bei Immersion $^1/_{12}$.
12. Ovar und Oviduct von der Ventralseite gesehen, bei Immersion $^1/_{12}$.
13. Der Augenfleck, bei Immersion $^1/_{12}$.

Taf. XVIII.

Fig. 14—19. Monodiscus parvus n. sp.

14. Langausgestrecktes lebendes Tier bei Zeiss Oc. 2, Obj. A.

15. Dorsalansicht eines jungen Tieres, bei dem die Dotterstöcke noch nicht entwickelt sind, bei Immersion $^1/_{12}$.

16. Älteres Tier in Seitenansicht, nur das Kopfende schräg von der Bauchseite gesehen, bei Immersion $^1/_{12}$.

17. Hautmuskulatur von der Bauchseite gesehen, bei Immersion $^1/_{12}$.

18. Vorderende des Pharynx, bei Immersion $^1/_{12}$.

19. Mesenchymzellen bei, Immersion $^1/_{12}$.

Druck von Ant. Kämpfe in Jena.



Dr. F. Loeschmann gez.

Kükenthal

Verlag von Gu



Fischer in Jena.

Lith. Anst. v. A. Giltsch, Jena.



Verlag von Gustav Fischer in Jena.
Lith. Anst. v. A. Giltsch, Jena.

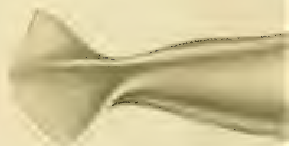












Dr E. Loeschmann gez.

Verlag von Gus

20



scher in Jena.

Lith. Anst. v. A. Giltsch, Jena.



Gesta Fischer

Lith. Anst. v. A. Giltsch, Jena.



Dr E. Loeschmann gez.

Kükenthal.

Verlag von Gus



scher in Jena.

Lith. Anst. v. A. Giltsch, Jena



Gustav Fischer
Lith. Anst. v. A. Giltsch, Jena.







Dr. E. Loeschmann gez.

Kükenthal.

Verlag von Gus



cher in Jena.

Lith. Anst. v. A. Giltsch, Jena



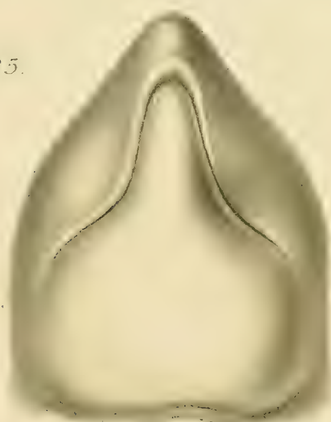

34


32.


33.

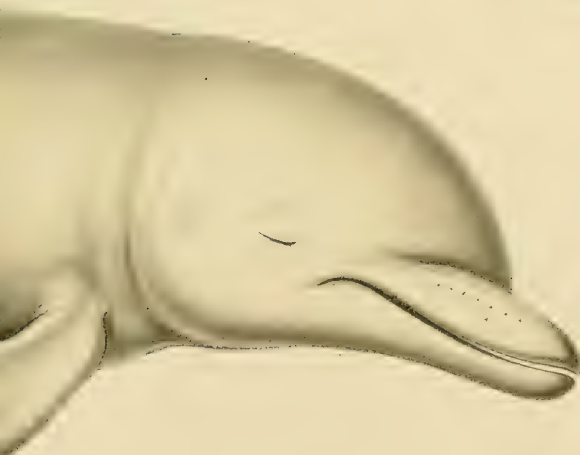

37.

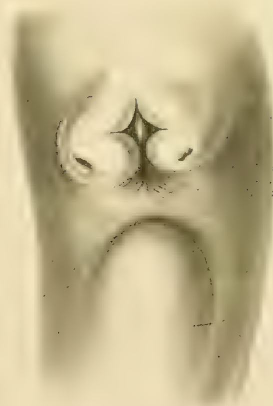



35.

31.






36.

Fischer in Jena. Lith. Anst. v. A. Giltsch, Je









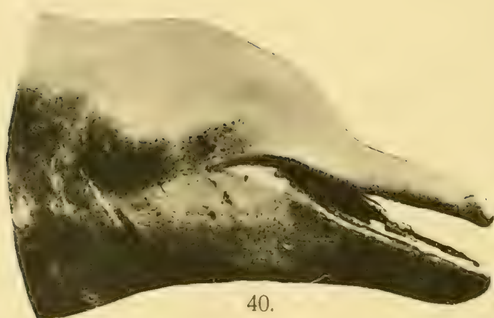




Verlag von Gustav Fischer in Jena.



39.



40.



38.

Kükenthal.

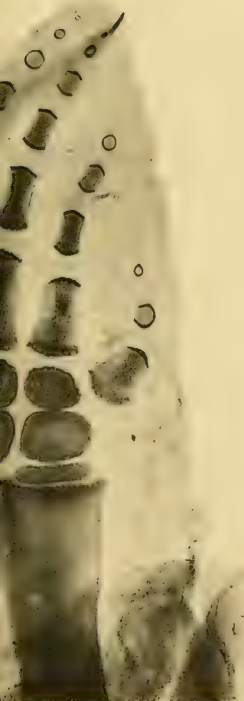
Verlag von Gu



43.



44.



41.



42.

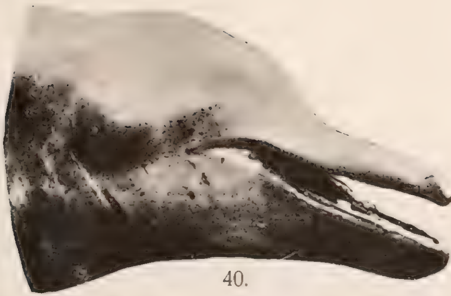
Lichtdruck der Hofkunstanstalt von Martin Rommel & Co., Stuttgart.

Fischer in Jena.

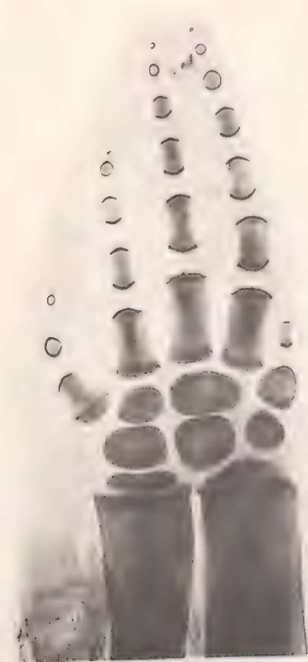

39.


43.


44.


40.


41.


42.


38.

Kükenthal.

Lichtdruck der Hofkunstanstalt von Martin Rommel & Co., Stuttgart.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.



Eckardt gez.

Verlag von Gus



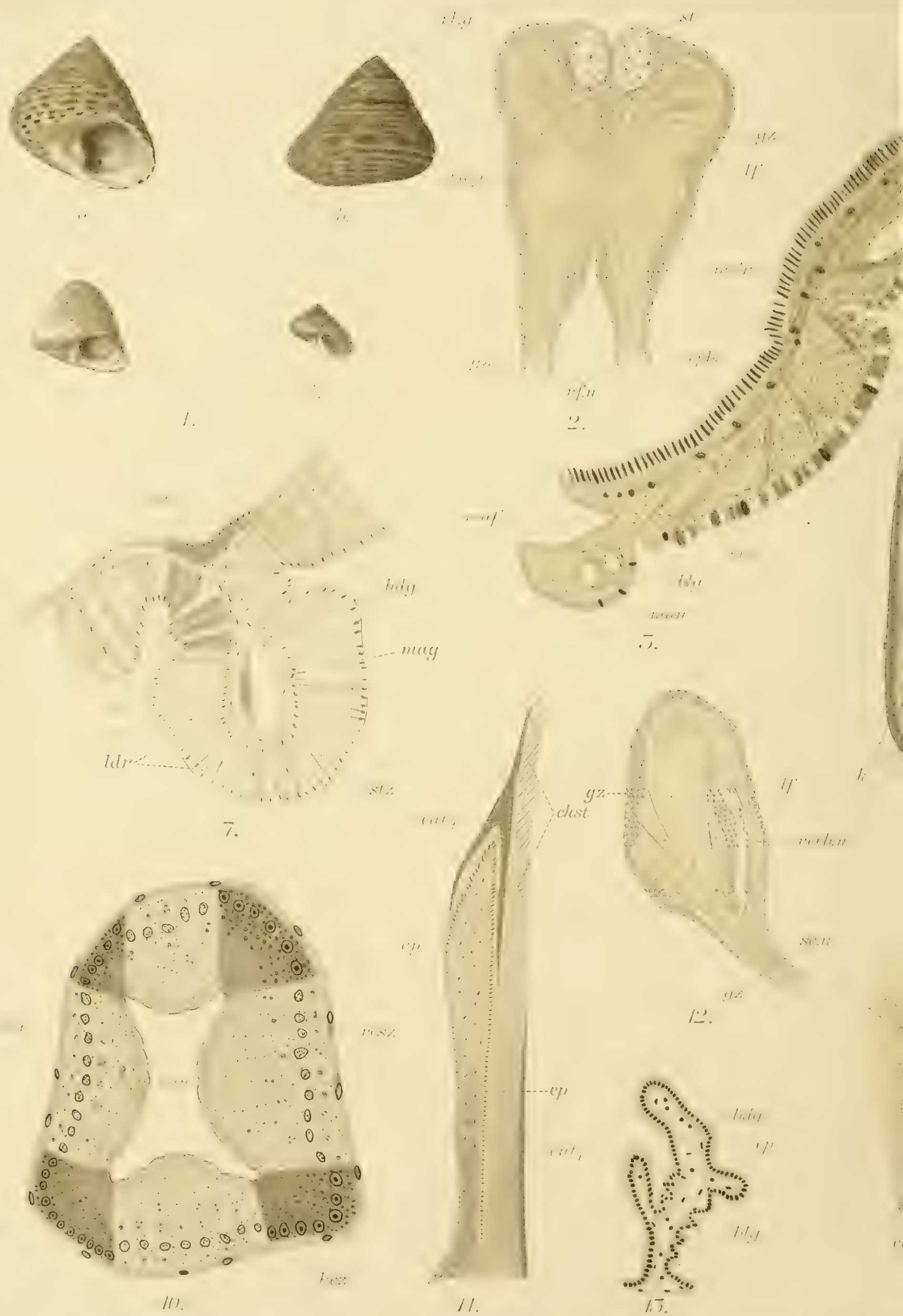
Lith.Anst.v.K.Wesser.Jena



Eckardt gez.

Verlag von Gustav Fischer in Jena

Lith. Anst. v. K. Wesser, Jena


st
gz
lf
gz
rfn
2.
1.
mf
bdg
mag
ldr
stz
7.
5.
cut
chst
gz
lf
k
rchn
sen
gz
12.
resz
ep
cut
bdg
ep
bdg
10.
11.
13.



r in Jena.


fa.man
fa.man
1.
2.
3.
4.
5.
6.
7.
8.
9.
10.
11.
12.
13.
14.
15.



Fig. 1.



Fig. 2.



Fig. 3.



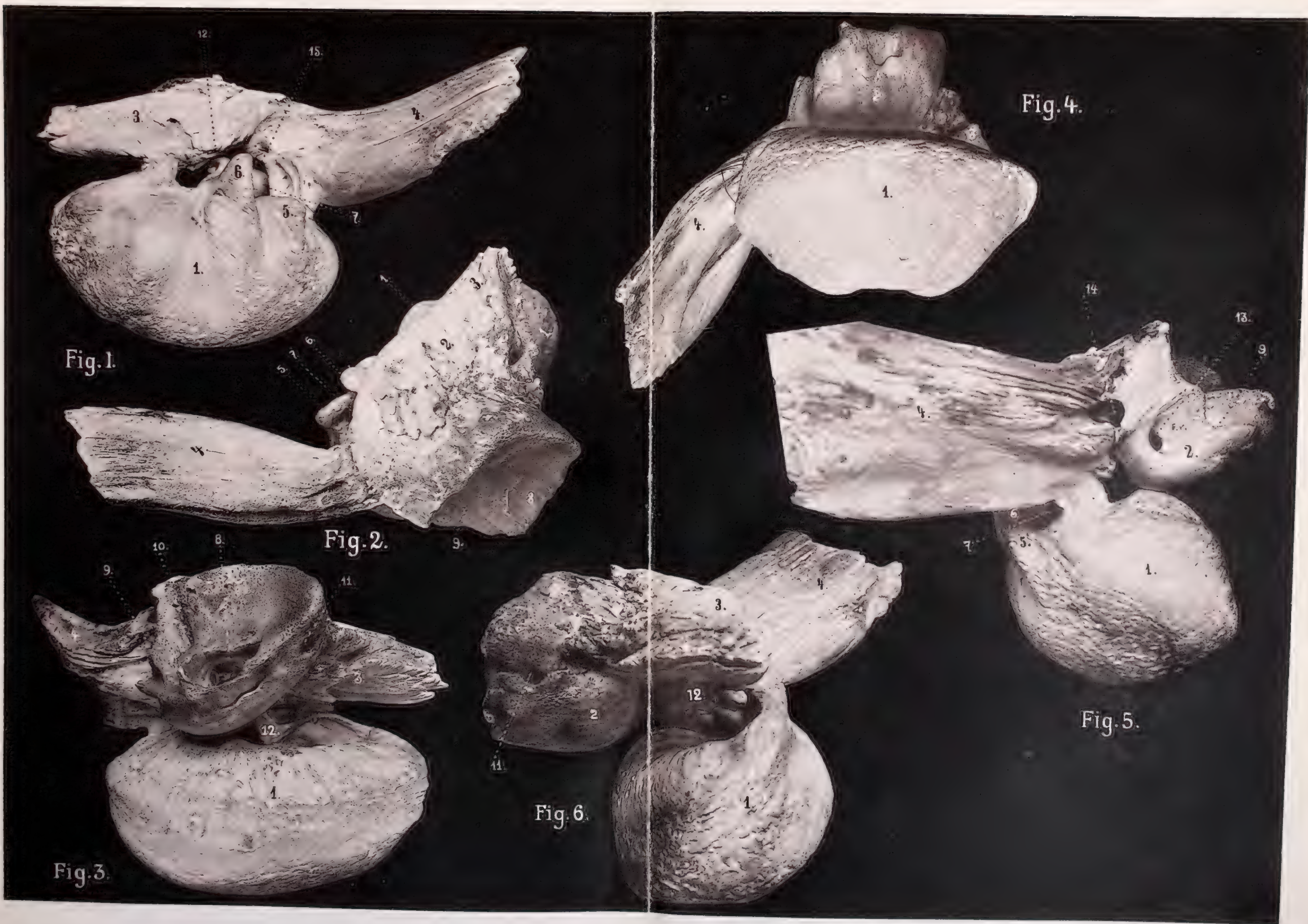
Fig. 6.

Hanke.

Verlag von Gusta



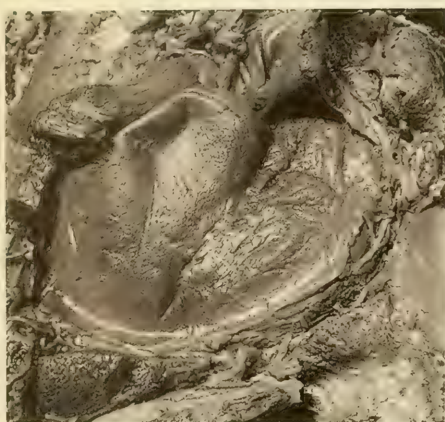
J. B. Obernetter, München, repr.
…cher in Jena.



Hanke.

J. B. Obernetter, München, repr.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.



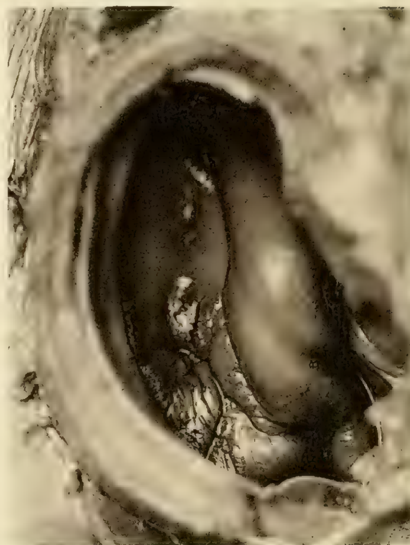
7



8



9



10

Hanke.

Verlag von Gusta



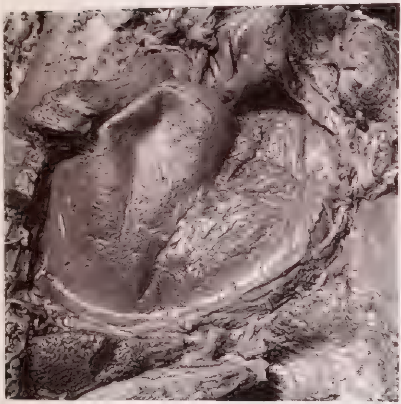
11



12

J. B. Obernetter, München, repr.

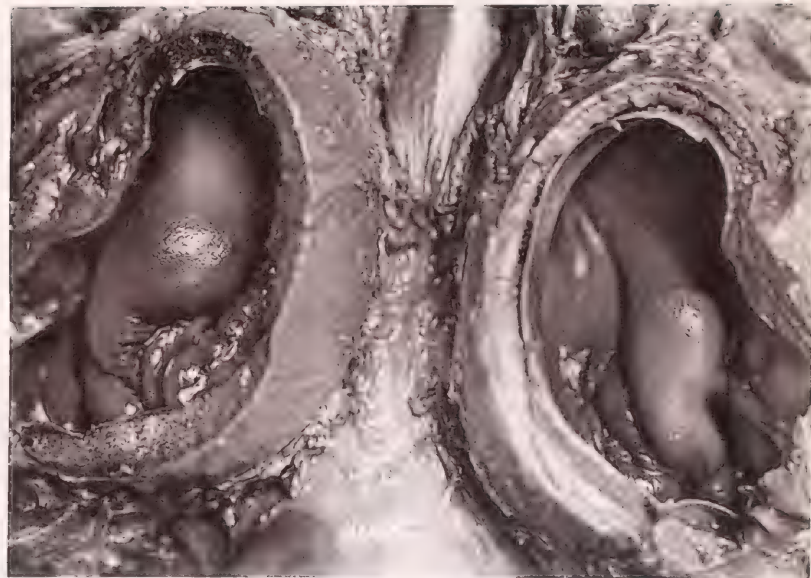
cher in Jena.



7



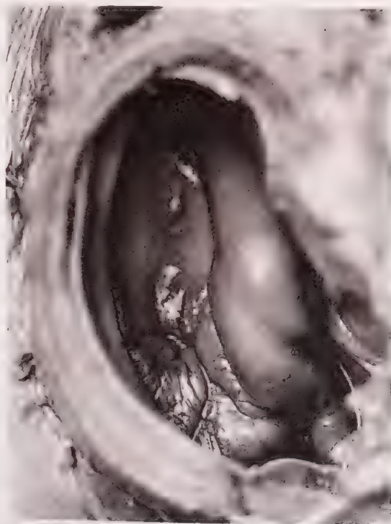
8



11



9



10

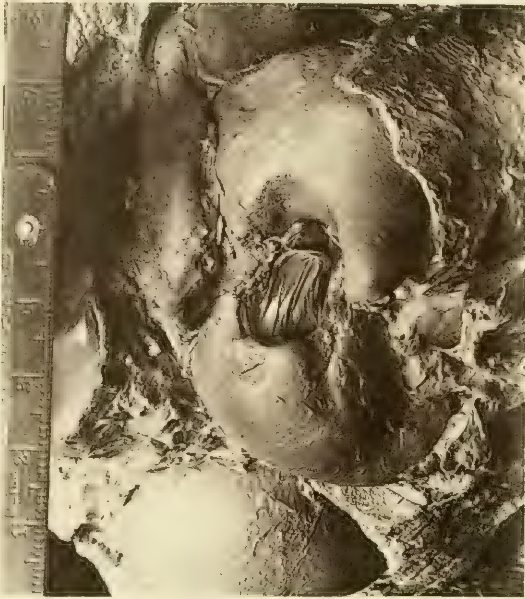


12

Hanke.

J. B. Obernetter, München, repr.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.



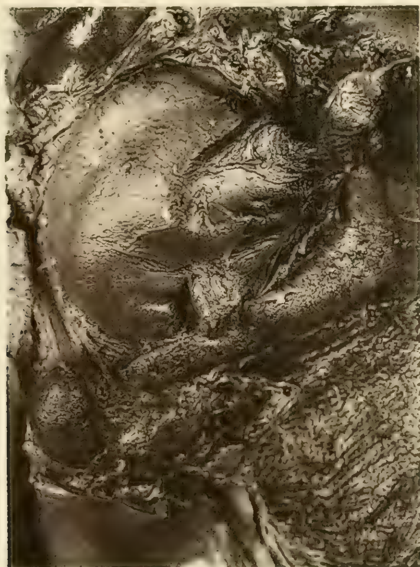
13



16

Hanke.

Verlag von Gust



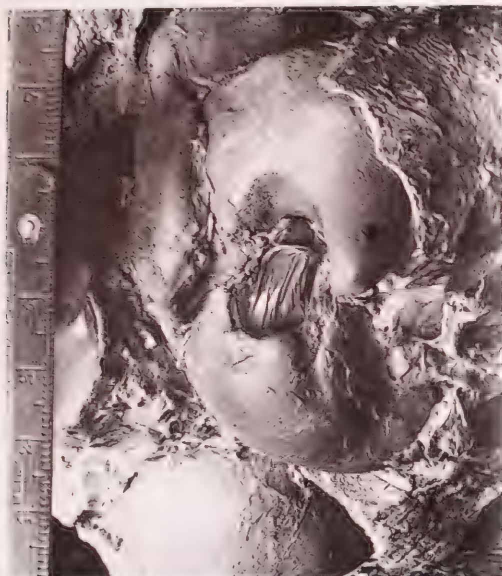
14



15

J. B. Obernetter, München, repr.

ischer in Jena.



13



14



16



15

Hanke.

J. B. Obernetter, München, repr.

*Verlag von **Gustav Fischer** in **Jena.***

Mes
Ekt
Eh
Sp
N
Ch

Fig. 1.

Fig. 4.

Ekt



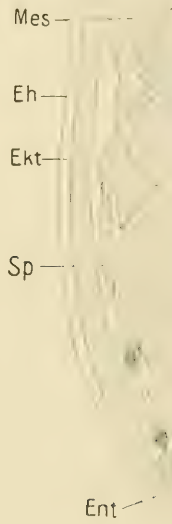


Fig. 2.

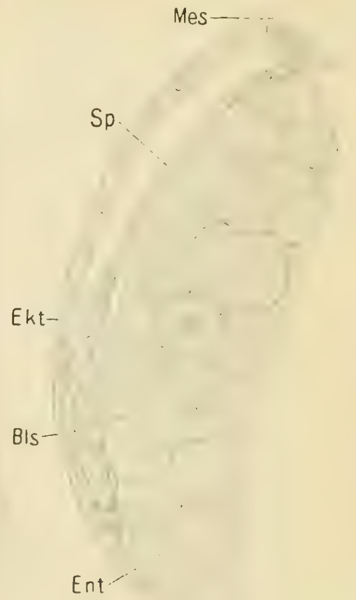
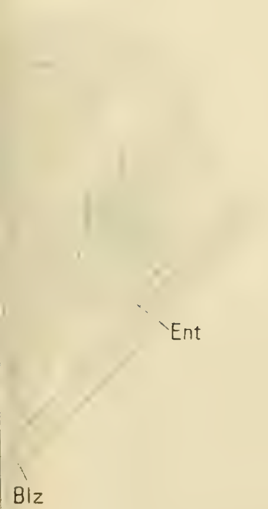


Fig 3.



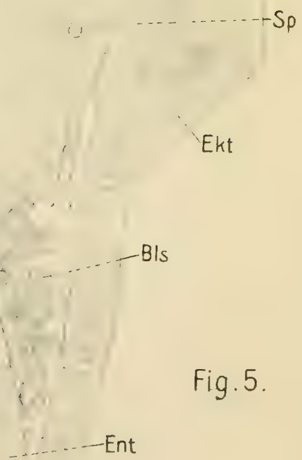


Fig. 5.

ischer in Jena.

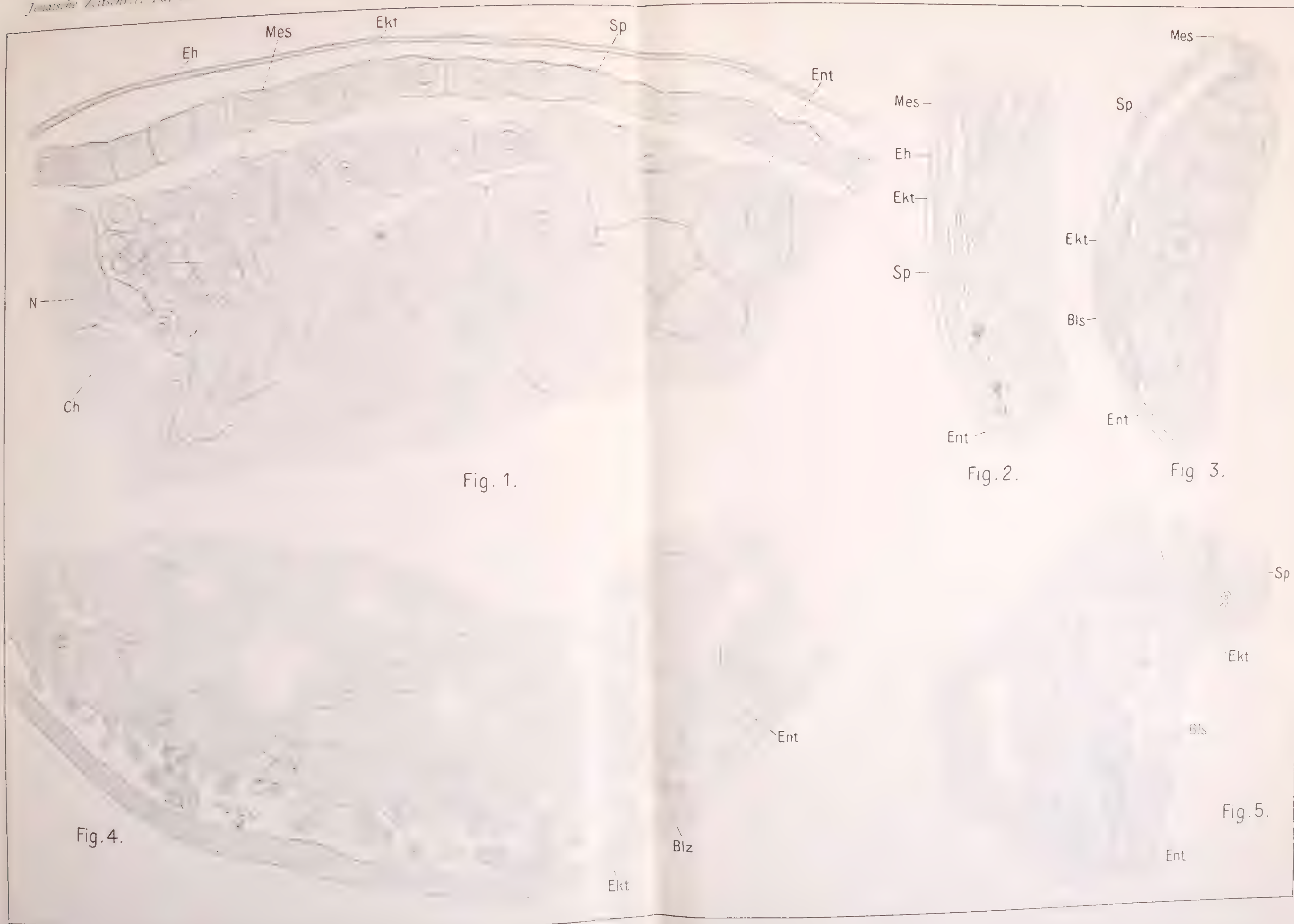


Fig. 1.

Fig. 2.

Fig 3.

Fig. 4.

Fig. 5.

Keiser

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

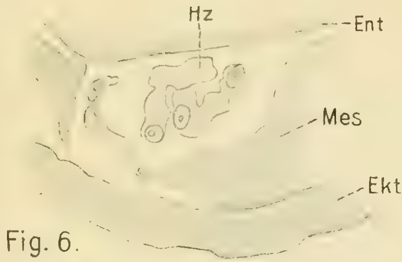
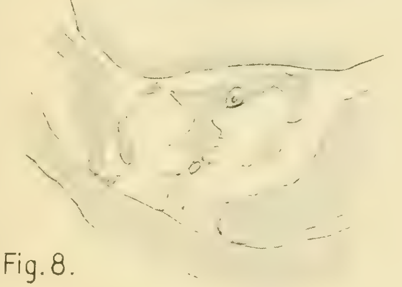


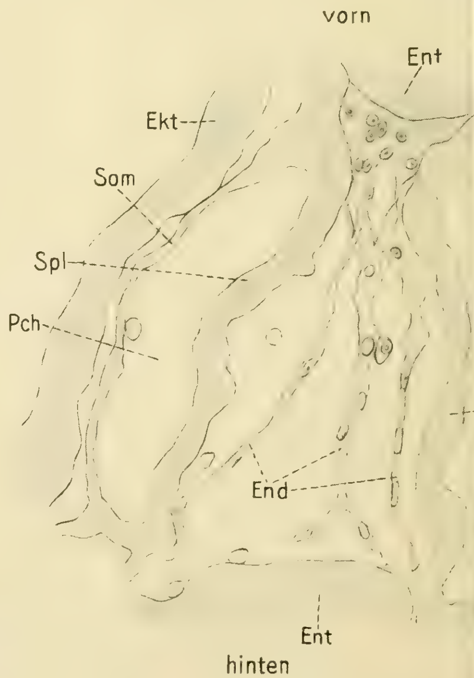
Fig. 6.



Fig. 10.


Fig. 7.


Fig. 8.



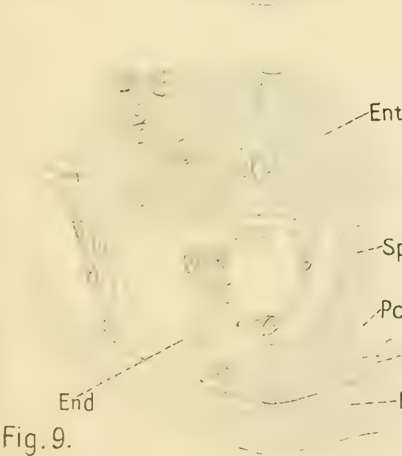


Fig. 9.





Fig. 12.



Kdl



g. 11.

Fig. 13.

'ischer in Jena.

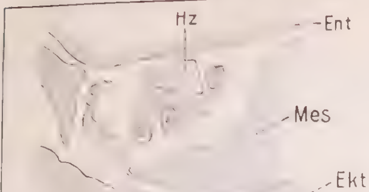
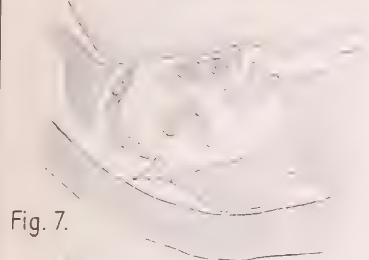
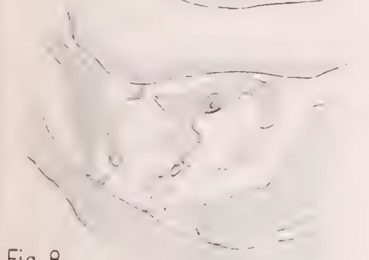


Fig. 6.


Fig. 7.


Fig. 8.

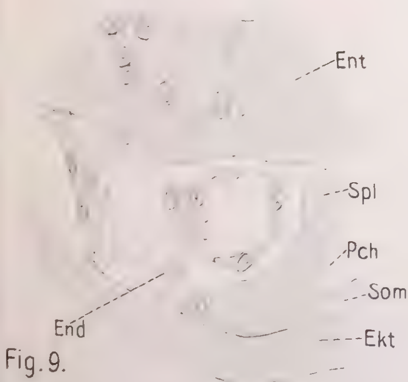


Fig. 9.



Fig. 10.

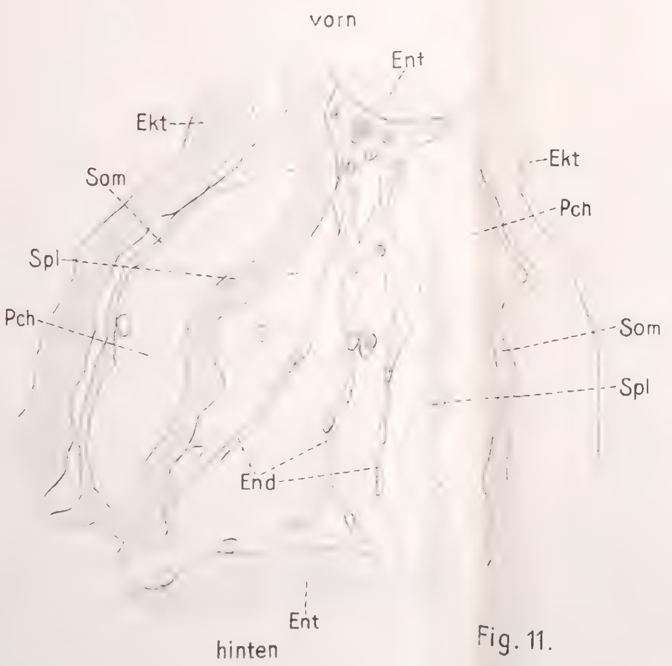


Fig. 11.



Fig. 12.



Fig. 13.

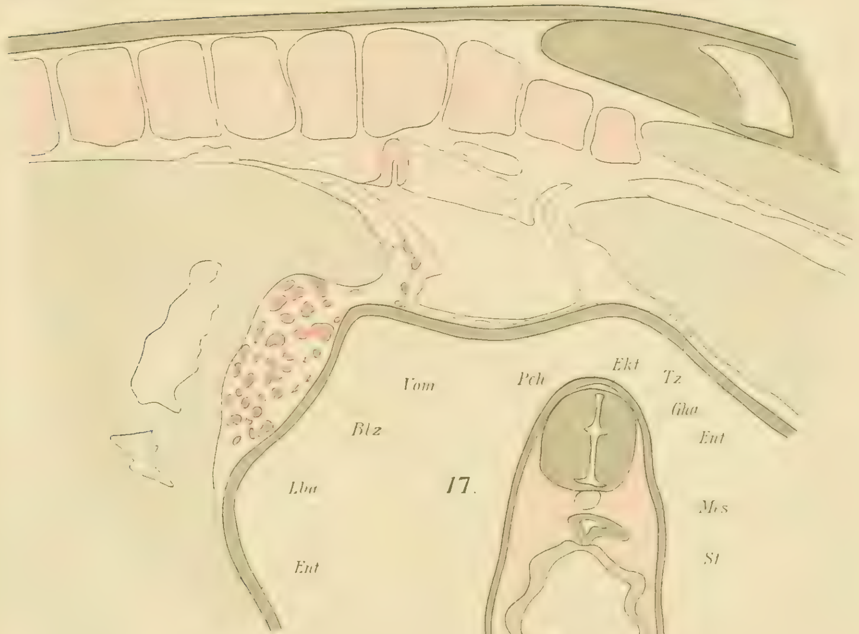
Keiser

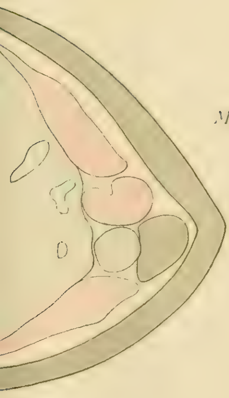
Verlag von Gustav Fischer in Jena.



15.

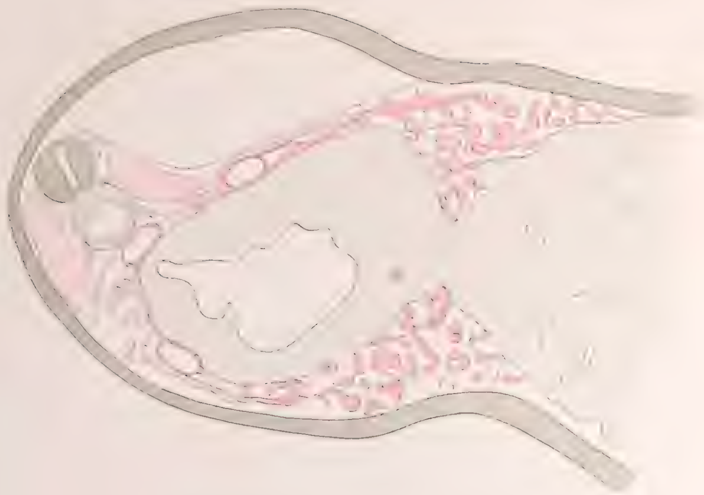


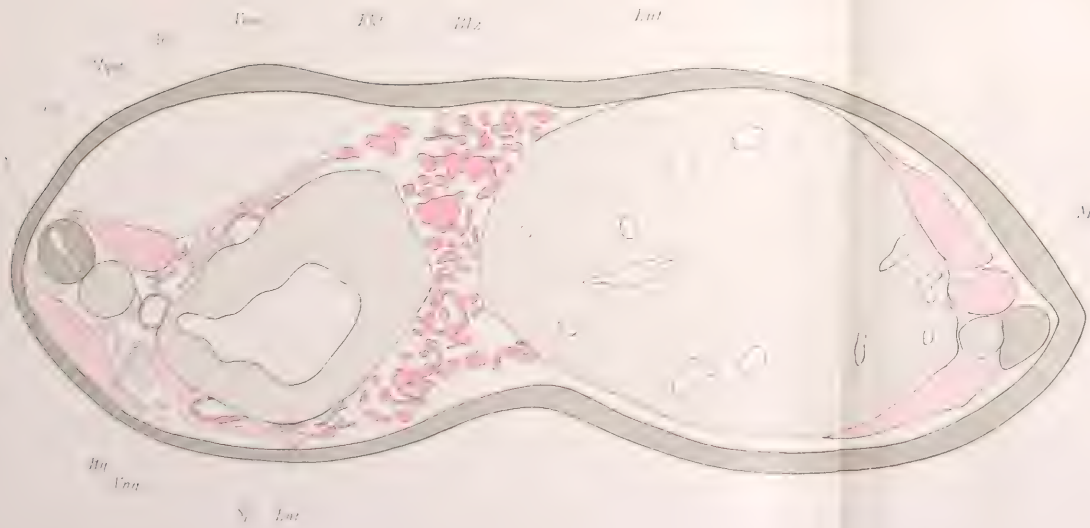


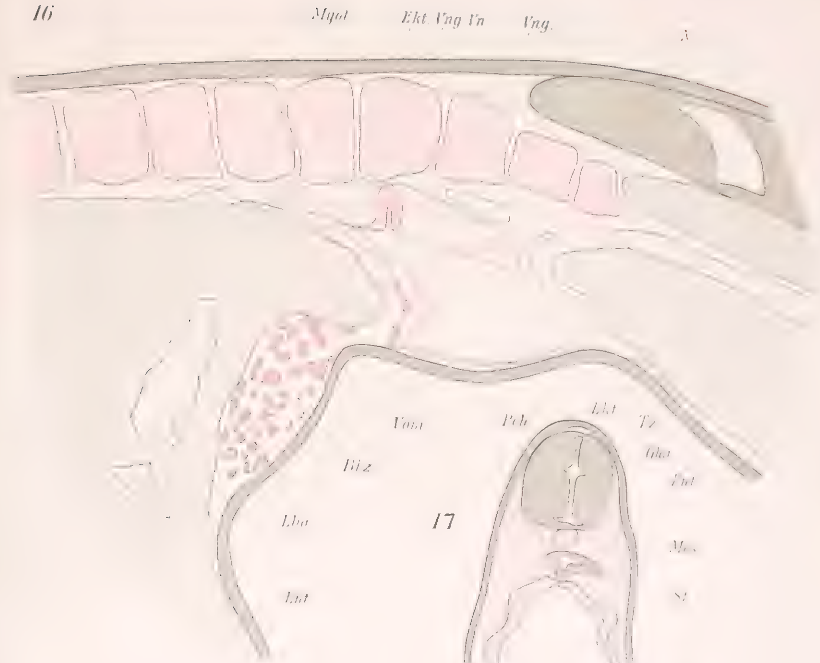


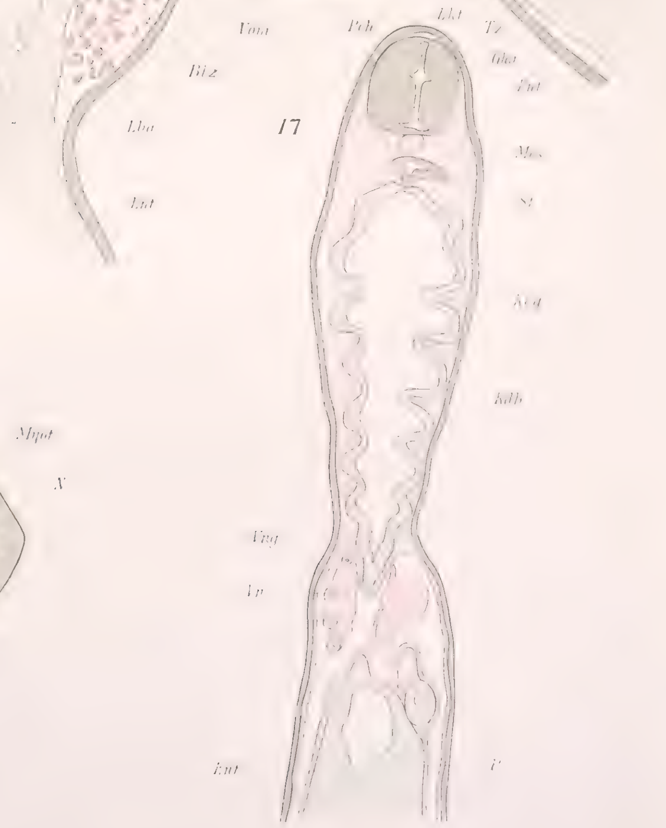
...her in Jena.

Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.









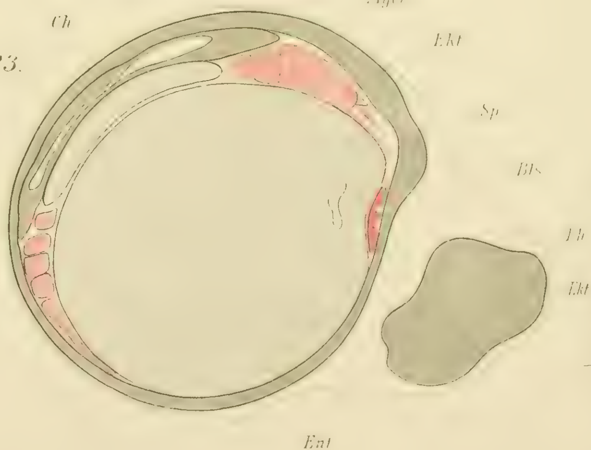
Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.



Vom

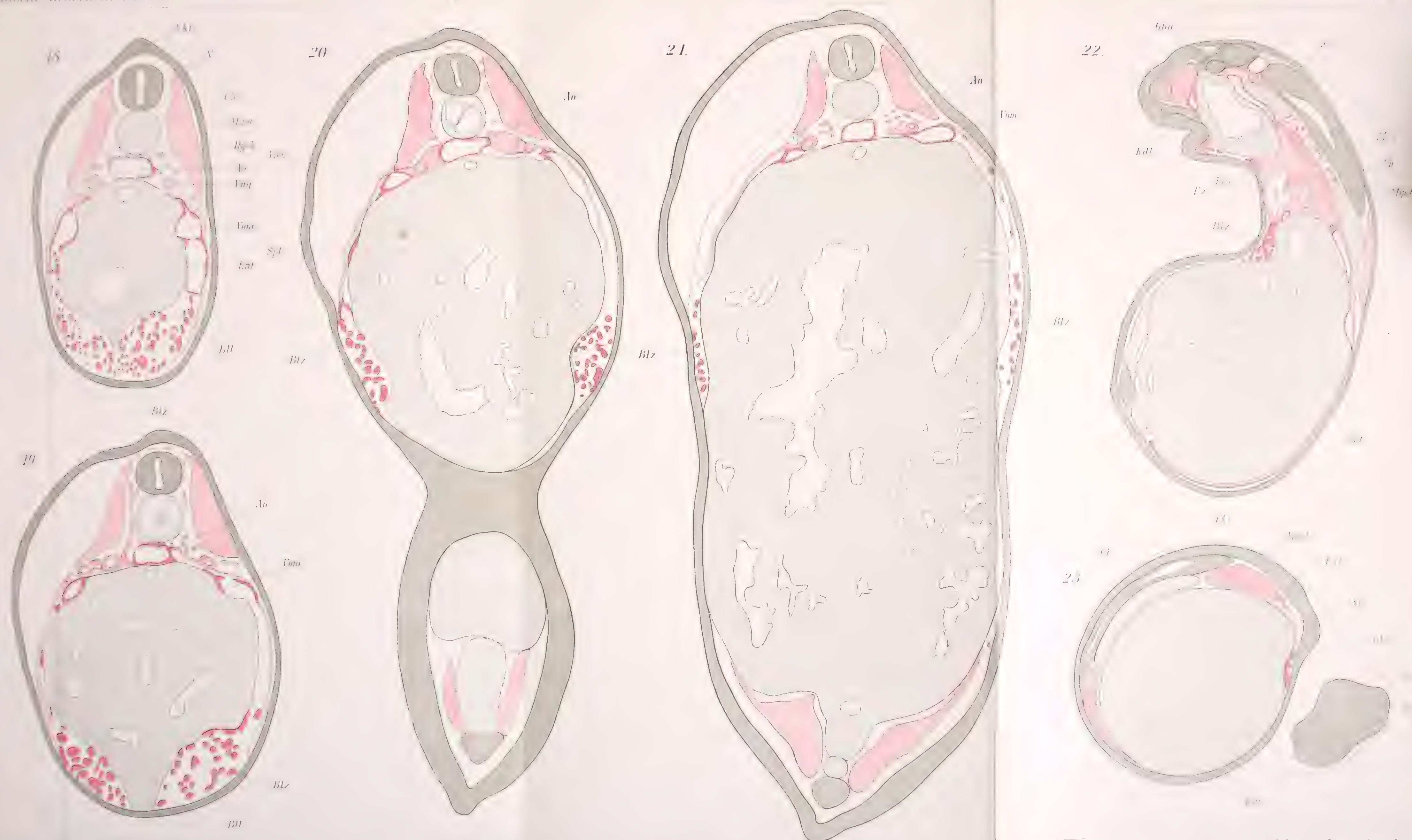
Blz

19.



Keiser gez.

Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena



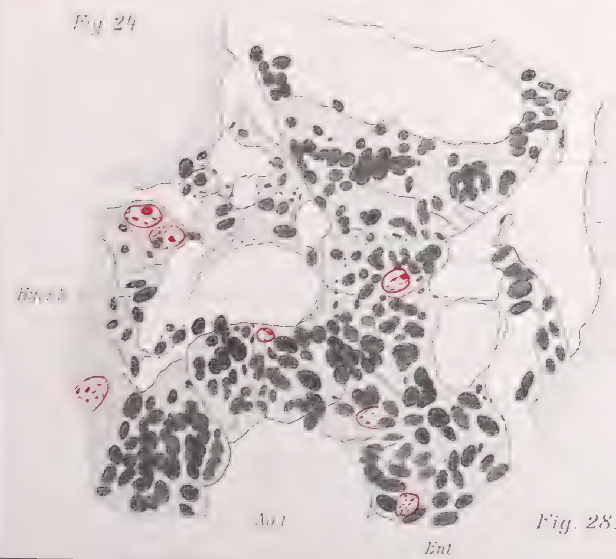
Verlag von Gustav Fischer in Jena.



Keiser gez.

Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.


Fig. 24


Fig. 28.

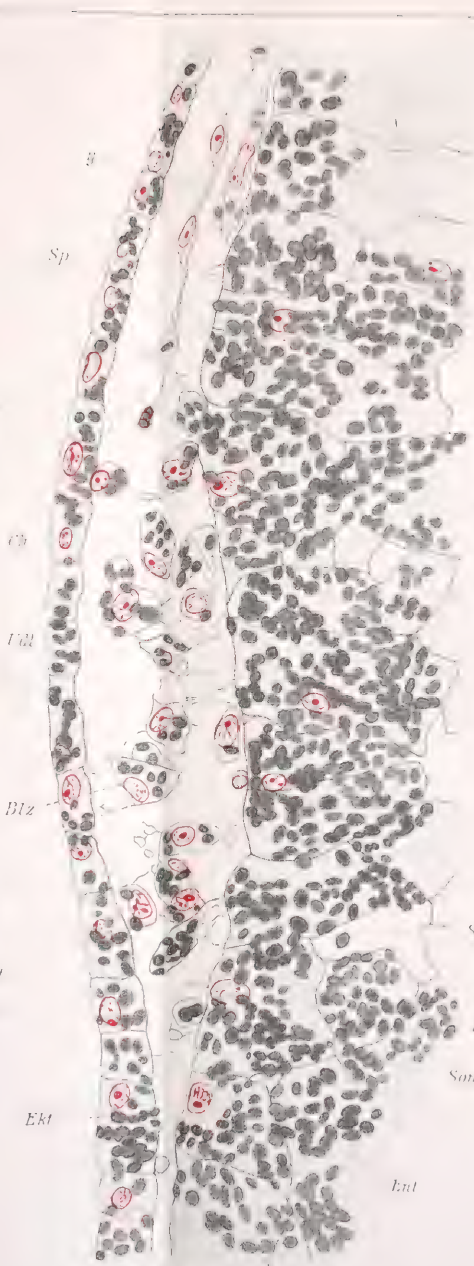

Fig. 25.


Fig. 26


Fig. 29.

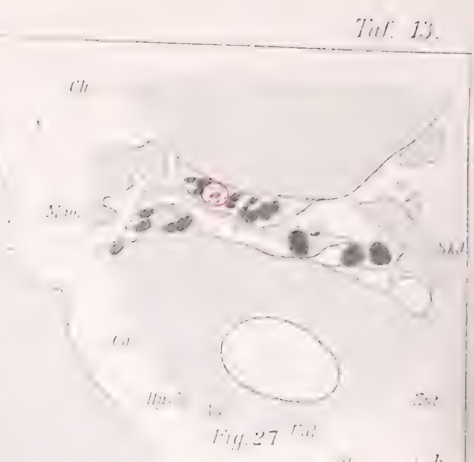
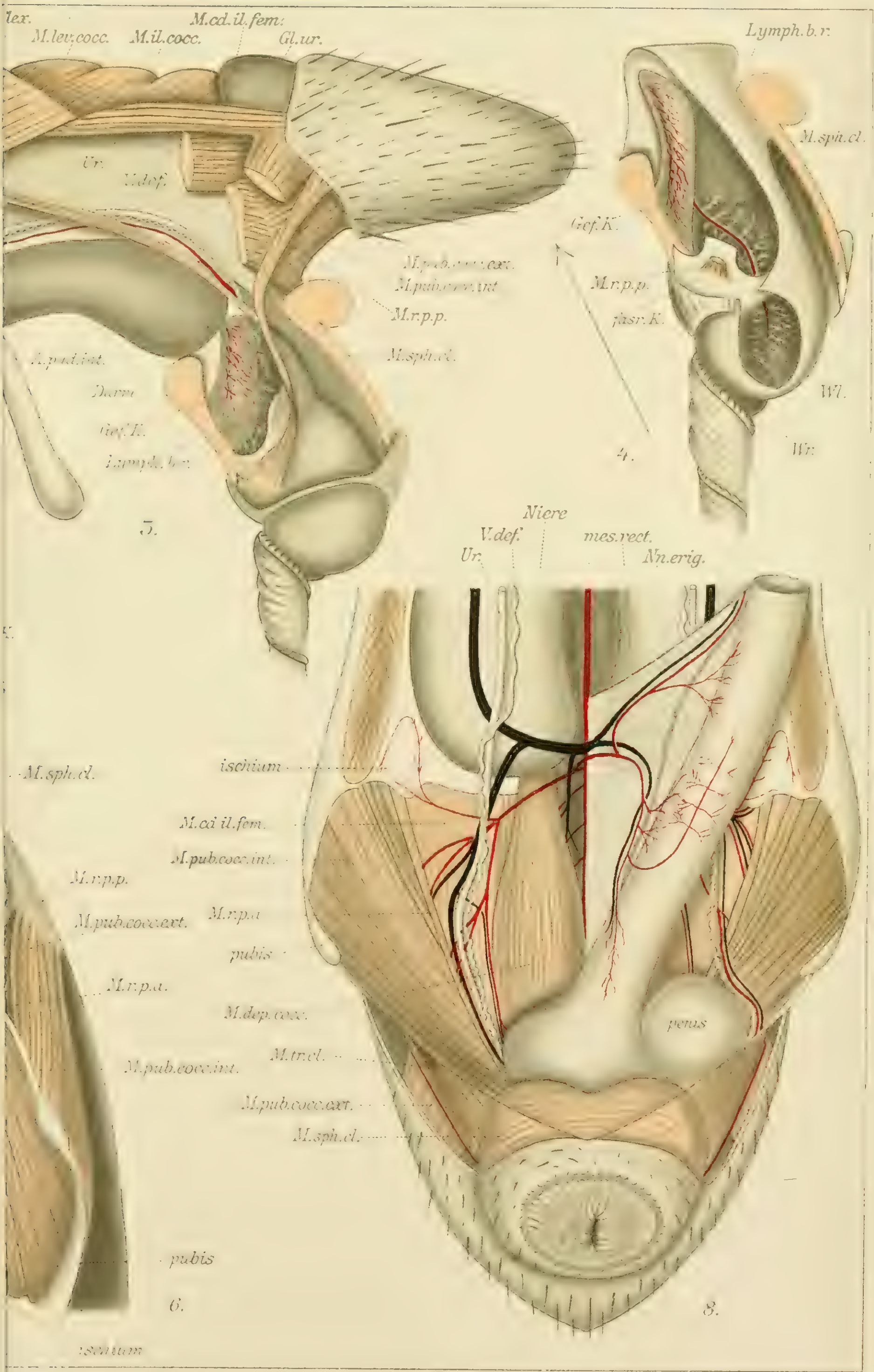

Fig. 27

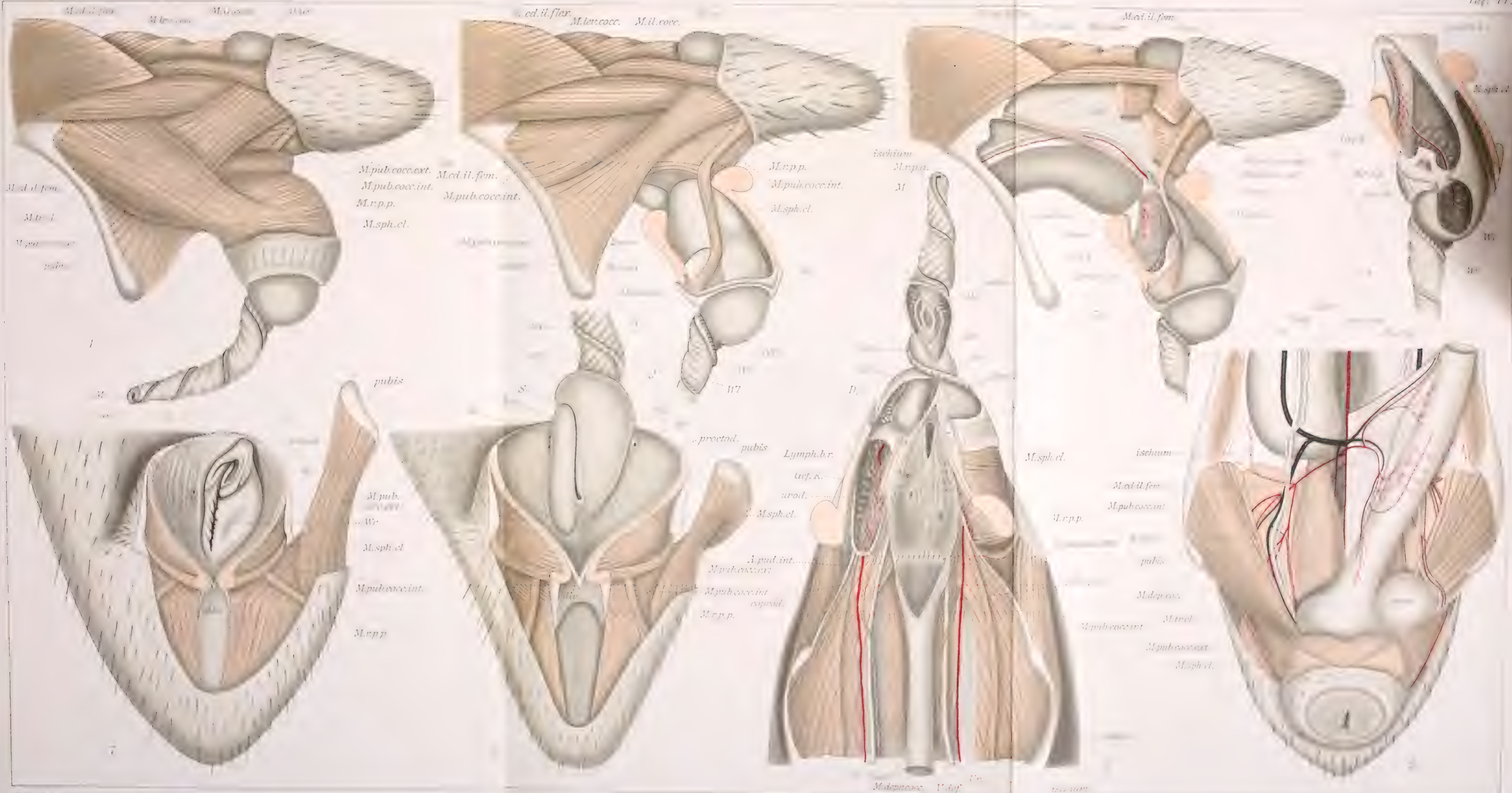

Fig. 30

Keiser gez.

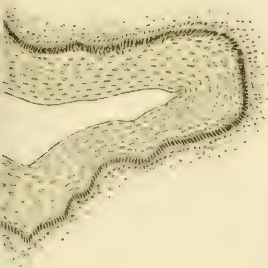
Verlag von Gustav Fischer in Jena.
Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.

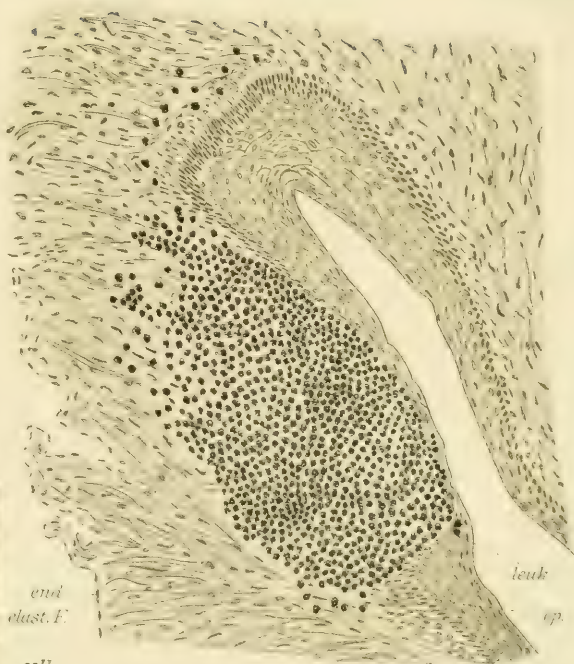


Lith.Anst.v.E.Wesser.Jena

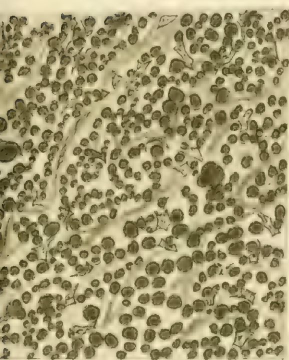


Gustav Fischer

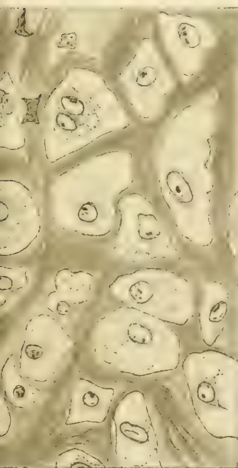




5.



9.

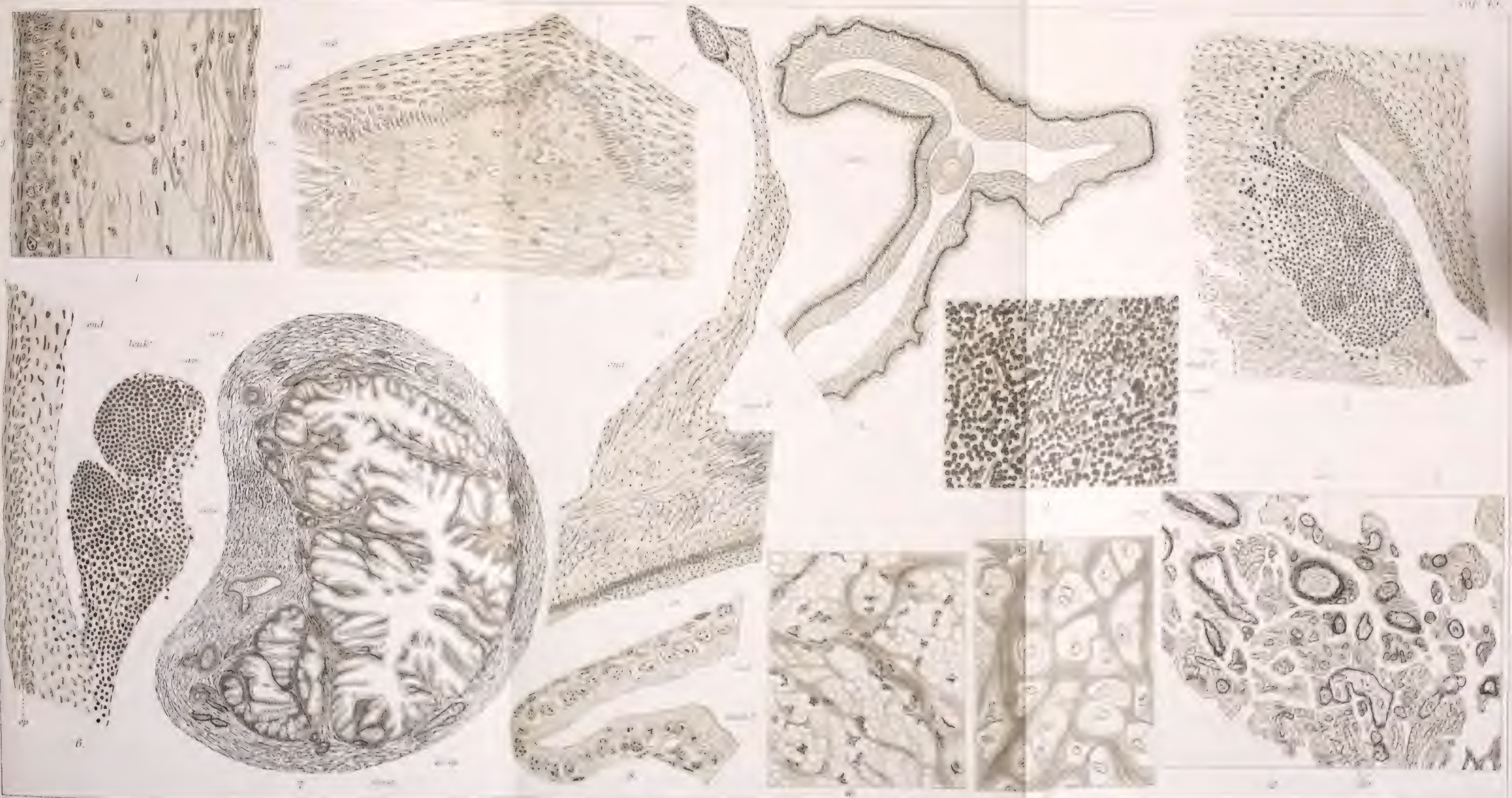


11.



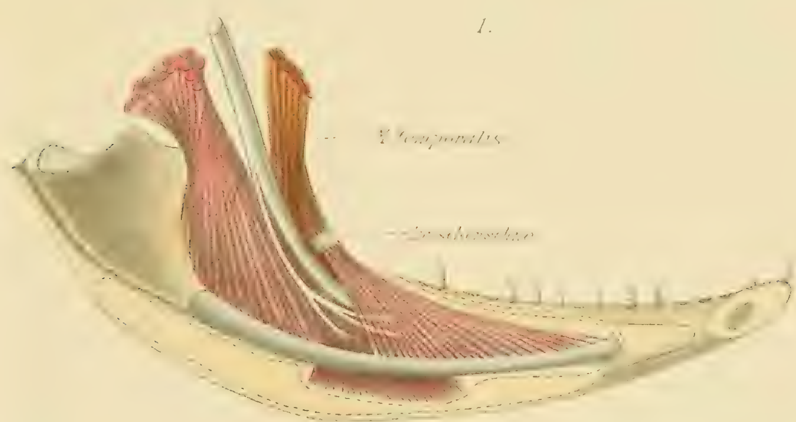
12.

Lith.Anst.v.K.Wesser,Jena.



W. Liebe gez.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.


1.


2a.
a
e
b

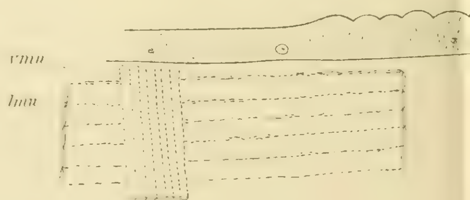

2b.
a
b
e

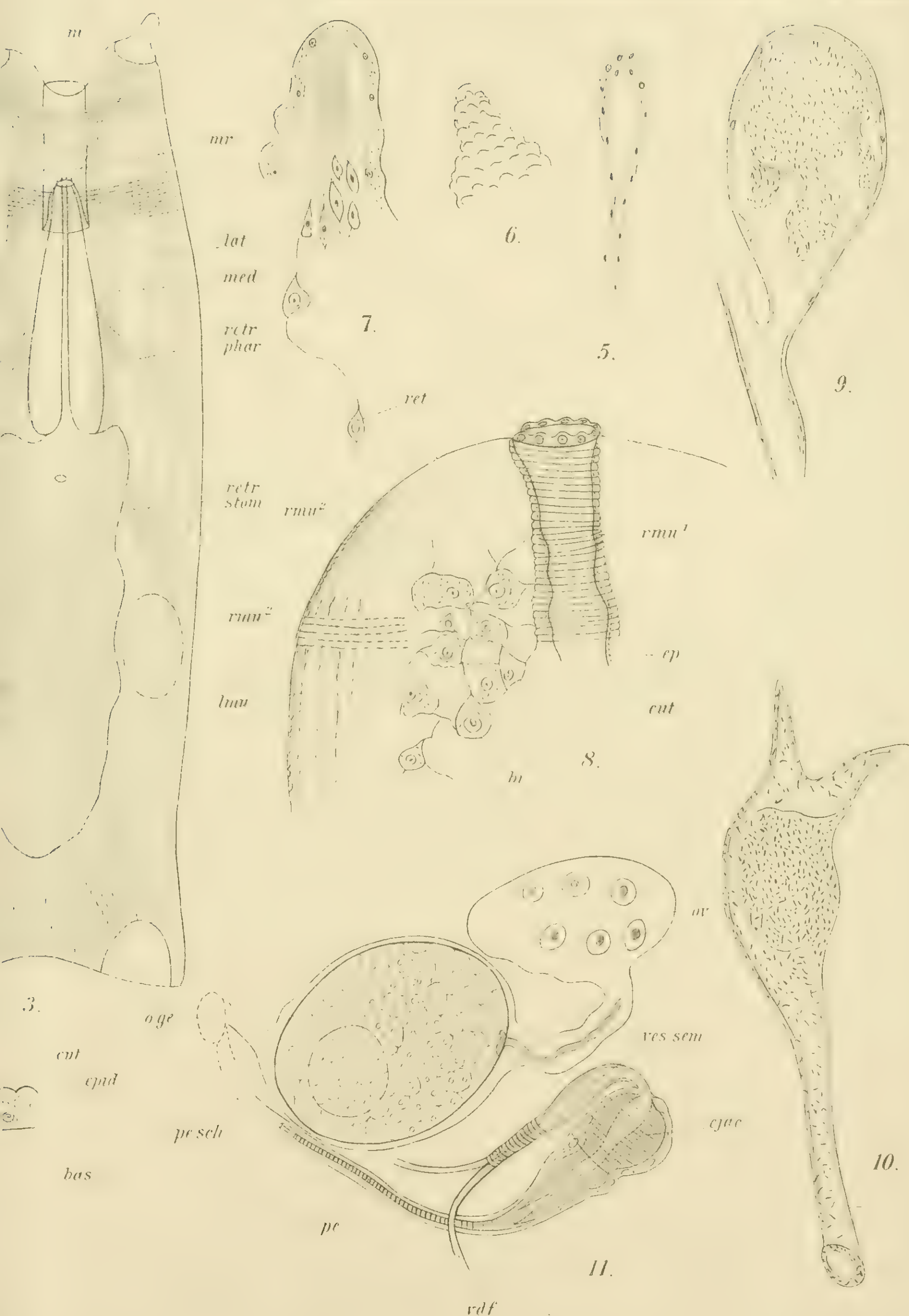
m
dr'
retr. phar.
pe
ves. sem
vdf
ovd
te
vit
dr

1.



2.

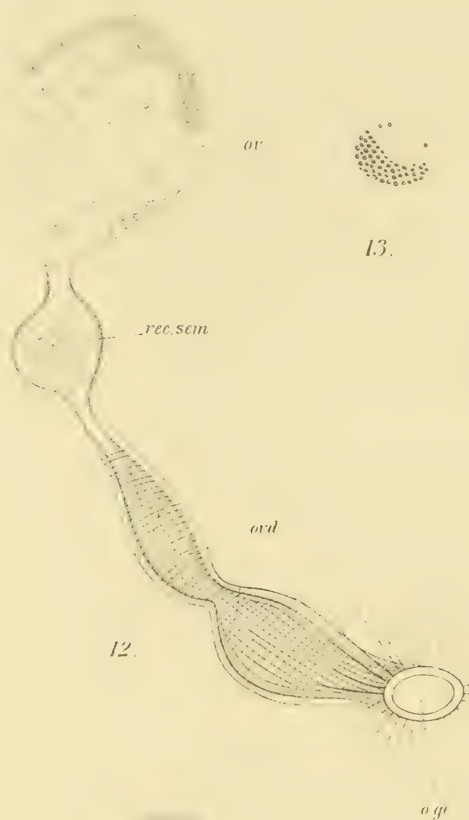




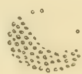
...cher in Jena. Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.

ves sem

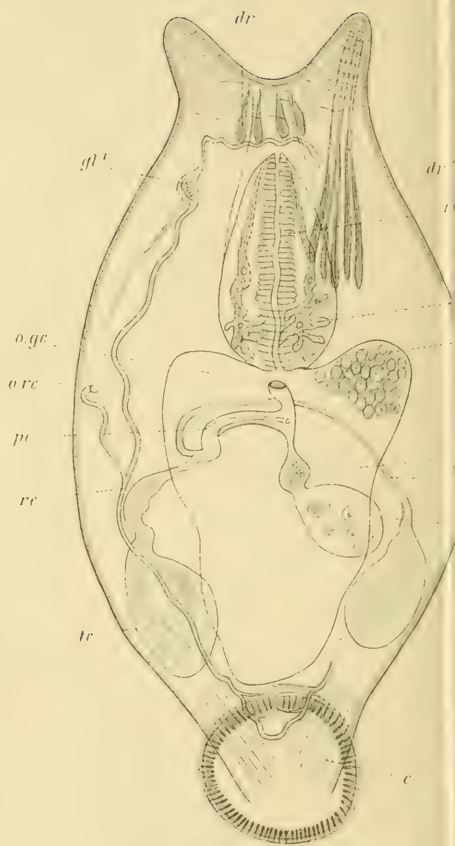
Verlag von Gustav Fischer



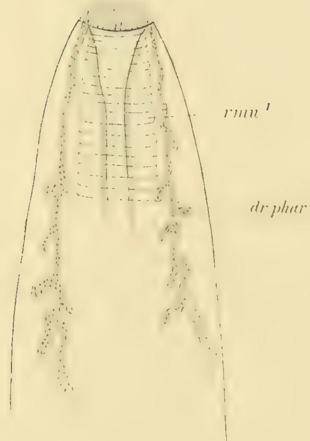
12.



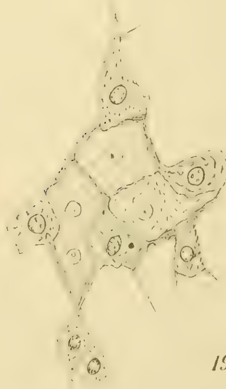
13.



15.



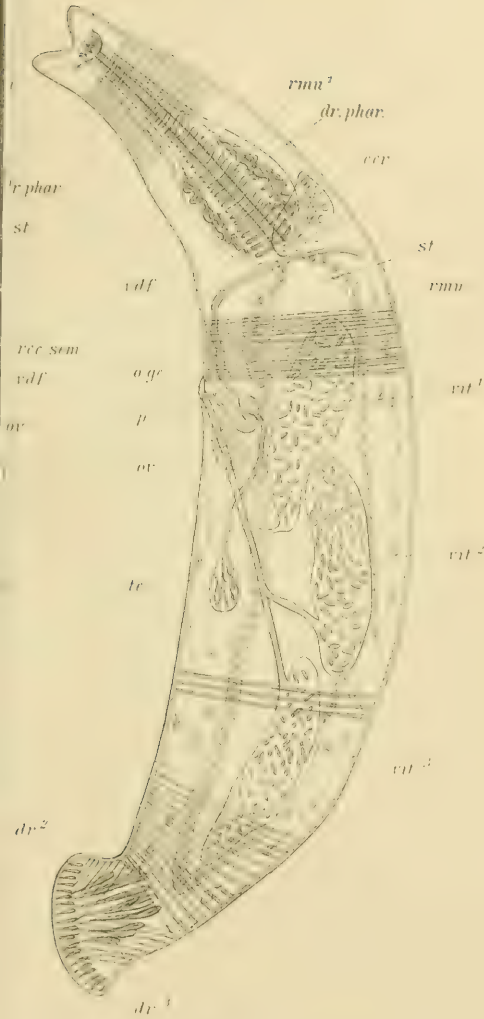
18.



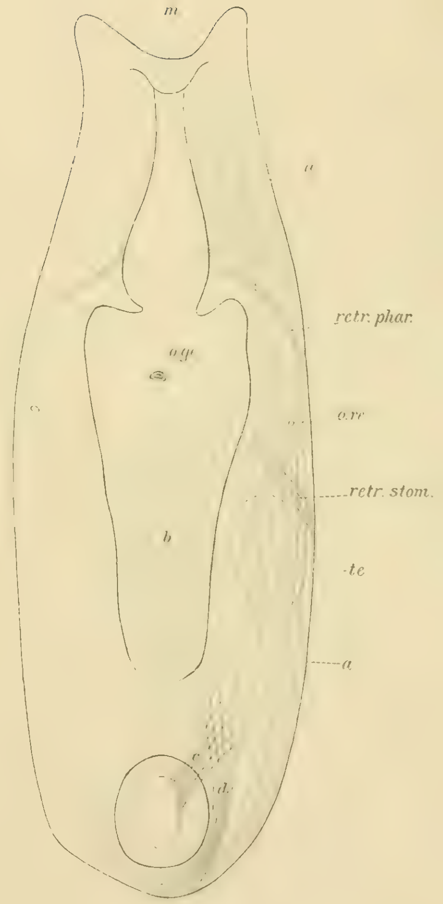
19.



14.



16.



17.

her in Jena.
Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.

rec. sem

12

13

rec. sem.

vdf

15

16

retr. phar

retr. stom

19

17

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Normentafeln zur Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere.

Herausgegeben von

Prof. Dr. **F. Keibel,** LL. D. (Harvard), Freiburg i. Br.

Heft 1—12. (gr. Fol.-Format.) 1897—1911. **Preis: 229 Mark 50 Pf.**

Heft 1. **Normentafel zur Entwicklungsgeschichte des Schweines (Sus scrofa domesticus).** Von Prof. Dr. **F. Keibel,** Freiburg i. Br. Mit 3 lithographischen Tafeln. (IV, 114 S.) 1897. Preis: 20 Mark.

Heft 2. **Normentafel zur Entwicklungsgeschichte des Huhnes (Gallus domesticus).** Von Prof. Dr. **F. Keibel** und cand. med. **Karl Abraham.** Mit 3 lithographischen Tafeln. (II, 132 S.) 1900. Preis: 20 Mark.

Heft 3. **Normentafel zur Entwicklungsgeschichte des Ceratodus Forsteri.** Von Prof. Dr. **Richard Semon,** München. Mit 3 Tafeln und 17 Abbildungen im Text. (IV, 38 S.) 1901. Preis: 9 Mark.

Heft 4. **Normentafel zur Entwicklungsgeschichte der Zauneidechse (Lacerta agilis).** Von Prof. Dr. **Karl Peter** in Breslau (jetzt in Greifswald). Mit 4 Tafeln und 14 Abbildungen im Text. (IV, 165 S.) 1904. Preis: 25 Mark.

Heft 5. **Normal Plates of the Development of the Rabbit (Lepus cuniculus L.).** By **Charles S. Minot** and **Ewing Taylor,** Harvard Medical School, Boston, Mass. With 3 plates and 21 figures in the text. (II, 98 S.) 1905. Preis: 20 Mark.

Heft 6. **Normentafel zur Entwicklungsgeschichte des Rehes (Cervus capreolus).** Von Dr. **Tsunejiro Sakurai,** Fukuoka (Japan). Mit einem Vorwort von Prof. Dr. F. Keibel. Mit 3 lithographischen Tafeln und 1 Abbildung im Text. (IV, 101 S.) 1906. Preis: 20 Mark.

Heft 7. **Normentafel zur Entwicklungsgeschichte des Koboldmaki (Tarsius spectrum) und des Plumplori (Nycticebus tardigradus).** Von **A. A. W. Hubrecht,** Utrecht und **F. Keibel,** Freiburg i. Br. Mit einem Vorwort von F. Keibel. Mit 4 Tafeln und 38 Abbildungen im Text. (IV, 76 S.) 1907. Preis: 20 Mark.

Heft 8. **Normentafel zur Entwicklungsgeschichte des Menschen.** Von **Franz Keibel,** Freiburg i. Br. und **Curt Elze,** Halle a. S. Mit Beiträgen von Prof. **Broman**-Lund, Prof. **Hammar**-Upsala und Prof. **Tandler**-Wien. Mit 6 Tafeln und 44 Abbildungen im Text. (VIII, 314 S.) 1908. Preis: 36 Mark.

Heft 9. **Normentafeln zur Entwicklungsgeschichte des Kiebitzes (Vanellus cristatus Meyer).** Von Prof. **O. Grosser,** Wien und Prof. **J. Tandler,** Wien. Mit 3 Tafeln. (VI, 58 S.) 1909. Preis: 7 Mark 50 Pf.

Heft 10. **Normal Plates of the Development of Lepidosiren paradoxa and Protopterus annectens.** By **J. Graham Kerr,** University of Glasgow. With 1 figure in the text and 3 plates. (III, 31 S.) 1909. Preis: 10 Mark.

Heft 11. **Normal Plates of the Development of Necturus maculosus.** By **Albrecht C. Eycleshymer** and **James M. Wilson,** St. Louis University, St. Louis (Mo., U.S.A.). With 3 plates. (IV, 50 S.) 1910. Preis: 12 Mark.

Heft 12. **Normal Plates of the Development of Squalus acanthias.** By **Richard E. Scammon,** Harvard Medical School, Boston, Mass., U. S. A. With an Introduction by Charles S. Minot, Harvard Medical School, Boston, Mass., U. S. A. With 4 Plates and 26 figures in the text. (IV, 140 S.) 1911. Preis: 30 Mark.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Metamorfosi dei Murenoidi.

Ricerche sistematiche ed ecologiche.

Del

Dr. Battista Grassi,

Professore d'Anatomia comparata all' Università di Roma.

Con 15 tavole e 8 figure nel testo.

Metamorphose der Muraenoiden.

Systematische und ökologische Untersuchungen.

Von

Dr. Battista Grassi,

ord. Professor der vergleichenden Anatomie an der Universität Rom.

Mit 15 Tafeln und 8 Figuren im Text.

(Text Italienisch [X, 211 S.], Tafelerklärungen Italienisch-Deutsch [23 S.].) Gr. Fol.-Form. 1913.

(Regio Comitato Talassografico Italiano. Prima Monografia. — Königl. Italienisches Comité für Meereskunde. Erste Monographie.)

Preis: 50 Mark.

Natura. Rivista di Scienze:

Dieses mächtige, an neuen biologischen und anatomischen Beobachtungen ungemein reichhaltige Werk ist in 23 Kapitel eingeteilt, deren erstes dem geschichtlichen Teil, das zweite der Systematik der Muraenoiden des Mittelmeeres, das dritte ihrer Metamorphose im allgemeinen gewidmet ist; in den folgenden Kapiteln ist die Metamorphose der einzelnen Arten (Con gronuraena mystax, Conger Conger, Ophisoma balaearicum, Anguilla anguilla, Ophisurus serpens, Sphagebranchus coecus e S. imberbis, Myrus vulgaris, Centrurophis remicaudus, Clopsis bicolor, Muraena helena, Nettostoma melanurum, Saurenchelys cancrivora, ecc.) und der vorgeblichen fossilen Leptocephalen beschrieben.

Die wissenschaftliche Wichtigkeit des Argumentes, die unbestreitbare Autorität des Verfassers, die Klarheit der Behandlung und der Reichtum der Tafeln machen diese Monographie zu einem klassischen den Biologen im allgemeinen und ganz besonders den Ichthyologen geradezu unentbehrlichen Werk.

289

DRUCK VON ANT. KAMPFE, JENA


SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES
3 9088 01355 6139